



SHOUT **IT**
SHARE

BULLETIN BIOLOGIQUE
DE LA FRANCE ET DE LA BELGIQUE

TOME LV

1921

Comité de rédaction :

L. BLARINGHEM (Paris).

G. BOHN (Paris).

M. CAULLERY (Paris).

CH. JULIN (Liège).

F. MESNIL (Paris).

P. PELSENEER (Bruxelles)

CH. PÉREZ (Paris).

ET. RABAUD (Paris).

BULLETIN BIOLOGIQUE

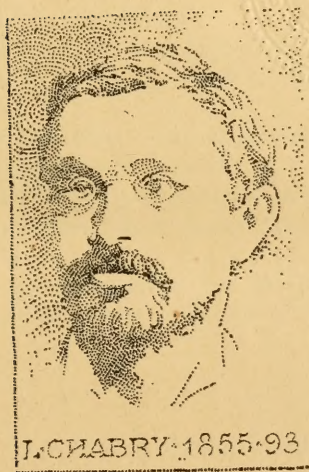
(Précédemment, BULLETIN SCIENTIFIQUE)

DE LA FRANCE
ET DE LA BELGIQUE

FONDÉ PAR

ALFRED GIARD.

TOME LV



PARIS

Laboratoire d'Évolution des Êtres organisés, 3, rue d'Ulm
Léon LHOMME, rue Corneille, 3.

LONDRES

DULAU & Co, 34-36 Margaret str. Cavendish sq.

TABLE

	Pages
DE BEAUCHAMP (P.) et LAMI (R.). — La bionomie intercoti- dale de l'île Bréhat (4 planches)	184
CHATTON (EDOUARD) et PÉRARD (CHARLES). — Les Nicollel- lidæ, Infusoires intestinaux des Gondis et des Damans, et le Cycle évolutif des Ciliés (3 planches)	87
LAMI (R.). — (V. DE BEAUCHAMP).	
LICHTENSTEIN (J.-L.) et RABAUD (ET.). — Le Comportement des <i>Polysphincta</i> , ichneumonides parasites des Araignées (avec 41 figures dans le texte)	267
DE MAN (J.-G.). — Sur quelques anomalies observées chez deux espèces du genre <i>Pinnotheres</i> de l'Archipel indien (1 planche double)	260
PÉRARD (CHARLES). — (V. CHATTON).	
RABAUD (ETIENNE). — L'adaptation et l'instinct des Cassides (5 figures dans le texte)	153
RABAUD (ETIENNE). — (V. LICHTENSTEIN).	
TUR (JAN). — La Cardiocéphalie (nouvelle forme de monstuo- sité embryonnaire) et la morphogénèse de la <i>Fovea Cardiacæ</i> (avec 4 planches doubles)	288
VANDEL (A.). — Notes biologiques sur les Planaires des envi- rons de Montpellier (5 figures dans le texte)	239
VANDEL (A.). — Recherches expérimentales sur les modes de reproduction des Planaires triclades paludicoles (avec 41 figu- res dans le texte)	343
DE LA VAULX (R.). — L'intersexualité chez un Crustacé clado- cère (<i>Daphnia atkinsoni</i>) (35 figures et 2 tableaux)	1
OUVRAGES REÇUS	266 et 519

Le tome LV a été publié en 3 fascicules
sortis des presses aux dates ci-après :

FASCICULE 1 (pages 1 à 152), 20 juillet 1921.
FASCICULE 2 (pages 153 à 266), 15 octobre 1921.
FASCICULE 3-4 (pages 267 à 521), 15 février 1922.

L'INTERSEXUALITÉ CHEZ UN CRUSTACÉ CLADOCÈRE

Daphnia atkinsoni BAIRD

SOMMAIRE

	Pages
AVANT-PROPOS	2
INTRODUCTION. — Caractères sexuels primaires et secondaires. Gynandromorphisme et intersexualité. Le gynandromor- phisme dans le règne animal	3
Principaux faits signalés chez les Crustacés, particulière- ment chez les Cladocères	7
I. <i>Description de la femelle et du mâle de « Daphnia atkinsoni » Baird</i>	12
II. <i>Description des intersexués les plus caractéristiques, répartis en neuf catégories</i>	18
III. <i>Etude détaillée de la morphologie des organes inter- sexués.</i> — Coloration des mues. Antennules; comparaison avec les formes embryonnaires et jeunes ainsi qu'avec les types normaux des autres Daphnides. Pattes. Carapace. Postabdomen	32
IV. <i>Les glandes génitales des intersexués.</i> — Constitution des glandes normales. Fécondité des intersexués. <i>Ovo-testis</i> . Teneur en graisse des mâles, des femelles et des inter- sexués	42
V. <i>Les éphippies des intersexués.</i> — Constitution des éphippies normales. Formes anormales. Rapport avec la morphologie de l'individu. Aptitude des intersexués à porter des éphippies.	50
VI. <i>Régénération des antennules chez les mâles et les inter- sexués</i>	57
VII. <i>Hérédité des anomalies intersexuelles.</i> — Etat de la ques- tion. Procédés d'élevage. Etudes de lignées. Cultures en masses. Résultats	59
VIII. <i>Hypothèses.</i> — Déterminisme syngamique du sexe. Hypothè- ses de Boveri, Morgan, Lang, Doncaster. Elimination du chro- mosome.	65
Théorie de l'intersexualité de Goldschmidt	67
Déterminisme du sexe et des cycles génétiques chez les Cladocères. Impossibilité d'appliquer à ces animaux les hypothèses précédentes. Tentative d'explication de l'in- tersexualité des Cladocères	70
Comparaison avec le cas des Phasmes.	77
RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES	78
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE	83

AVANT-PROPOS

Au cours de nos premières études zoologiques, nous nous étions convaincu qu'il est préférable de ne pas entreprendre de recherches biologiques sans avoir acquis, au préalable, la connaissance détaillée d'un groupe d'animaux, tant au point de vue de la systématique et de l'anatomie que de la physiologie et de l'éthologie. Même si, durant ces études, le hasard ne vous met pas spontanément en face de faits nouveaux, point de départ d'un travail intéressant, on a l'avantage, par la suite, d'expérimenter sur un matériel connu dont on pourra tirer le maximum de profit.

Imbu de ces idées, nous avons porté notre choix sur les Cladocères, séduit par les facilités que ces Crustacés offrent à l'observation et à l'élevage et par les intéressants problèmes biologiques que présente l'étude de leur reproduction.

Nous nous étions déjà engagé dans la recherche si ardue du déterminisme des cycles, lorsque nous avons rencontré par hasard des cas de gynandromorphisme dans l'un de nos élevages ⁽¹⁾. C'était là un sujet que de récents travaux plaçaient au premier plan de l'actualité biologique, d'autant plus intéressant que l'origine parthénogénétique des Cladocères ne permet pas d'appliquer à ces animaux les hypothèses proposées jusqu'ici pour expliquer ce genre d'anomalie.

Telle est l'origine du présent travail.

Avant d'en aborder l'exposé, nous tenons à remercier M. le Professeur CAULLERY qui nous a aimablement ouvert son laboratoire et qui, après s'être intéressé à notre travail, l'a accueilli, d'accord avec MM. RABAUD et PÉREZ, dans le *Bulletin biologique*.

Nous sommes heureux de pouvoir témoigner ici notre gratitude à M. le Professeur HÉROUARD qui, au début de nos recherches, nous a encouragé dans l'étude des Cladocères et nous a fait profiter de son expérience sur ce sujet, ainsi qu'à M. le Professeur HENNEGUY et à M. FAURÉ-FRÉMIET qui, au printemps 1919,

(1) La lignée où le gynandromorphisme est apparu dérive d'une *Daphnia atkinsoni* Baird provenant du Laboratoire de zoologie de la Sorbonne. Ces Daphnies vivaient, mêlées à des *D. pulex* dans un bac que J. JÉZÉQUEL, le garçon du laboratoire, avait garni de terre « à Branchipes », prise aux Fonceaux (Meudon).

nous ont aimablement accueilli au laboratoire du Collège de France.

Nous devons une reconnaissance particulière à notre ami A. VANDEL qui n'a cessé de nous prodiguer ses encouragements et ses conseils et dont nous avons pu apprécier l'inépuisable complaisance.

Introduction.

Si quelques organismes inférieurs semblent capables de se multiplier indéfiniment par simple scission, la plupart des êtres ne peuvent se propager sans qu'intervienne, au cours de leur cycle évolutif, un phénomène plus complexe dont la signification demeure encore mystérieuse : la sexualité.

Dans la forme la plus parfaite que revêt ce phénomène, l'être nouveau provient d'un œuf ou *zygote*, produit par la fusion de deux éléments cellulaires différents (gamètes) doués d'affinité réciproque et généralement issus de deux êtres distincts. Ces deux parents, nommés *mâle* et *femelle* suivant la nature des gamètes produits (caractères primaires), se distinguent presque toujours par un nombre plus ou moins grand de caractères secondaires, morphologiques et psychiques. Ceux-ci, malgré le peu de rapport qu'ils ont généralement avec la fonction reproductrice, paraissent si intimement liés aux caractères primaires qu'ils suffisent, dans la pratique, à distinguer le mâle de la femelle.

En fait, le sexe d'un individu est constitué par l'ensemble des caractères primaires et secondaires et ceux-ci coïncident avec une telle régularité que l'on a pu considérer le sexe comme un des éléments les plus fondamentaux et les plus homogènes de la personnalité, comme un tout dont les parties sont indissolublement liées. Ce n'est donc pas sans étonnement que l'on rencontre dans presque tous les embranchements du règne animal des êtres offrant une sorte de panachure de caractères mâles et femelles. Dans l'impossibilité où l'on se trouve d'attribuer ces êtres à l'un des deux sexes, on est contraint de leur assigner une place intermédiaire.

On verra par l'étude que nous consacrons à l'examen mor-

phologique et génétique d'une série de cas de ce genre, combien l'analyse de ces phénomènes peut modifier l'idée que l'on se fait habituellement du sexe et des rapports entre les caractères primaires et secondaires, mais nous croyons utile, avant d'aborder notre sujet, de passer une revue rapide des principaux faits déjà signalés dans cet ordre d'idées.

Lorsqu'il s'agit de dénommer ces individus de sexualité aberrante, on se trouve en présence d'une terminologie fort confuse dans laquelle il importe, avant tout, de mettre de l'ordre. Les auteurs employent, un peu au hasard, les termes d'*hermaphrodite*, de *pseudo-hermaphrodite*, d'*androgyn*e, de *gynandromorphe*, d'*intersexué*, pour ne citer que les principaux.

En principe, le terme d'*hermaphrodite*, qui désigne les animaux normalement porteurs des deux sortes de gonades, ne devrait s'appliquer qu'aux aberrations comportant la formation d'œufs et de spermatozoïdes par le même individu, celui de *gynandromorphe* étant réservé aux anomalies limitées au caractères sexuels secondaires. Mais, dans la pratique il n'y a pas de limite tranchée entre les deux sortes d'aberrations : les insectes gynandromorphes, pour lesquels ce terme a été créé, ont fréquemment les deux sortes de glandes. Il semble que ce dernier mot doive seul subsister pour désigner toutes les anomalies sexuelles, celui d'*hermaphrodite* étant réservé aux animaux chez lesquels les sexes n'étant jamais séparés, la question des caractères secondaires ne se pose pas.

Récemment GOLDSCHMIDT (15) et RIDDLE (16) ont proposé le terme d'*intersexué* (*intersexual form* et *sex intermediate*) qui, en principe, doit s'appliquer à des individus présentant, dans leur ensemble, un état intermédiaire entre les deux sexes, celui de *gynandromorphe* étant laissé aux animaux portant une *mosaïque* plus ou moins fine de caractères nettement mâles ou femelles. Là encore, malheureusement, aucune limite ne peut être établie : beaucoup de Papillons intersexués de GOLDSCHMIDT ont l'aspect typique des gynandromorphes, et parmi ces derniers, la plupart ne présentent pas seulement une disposition en mosaïque de parties sexuellement distinctes mais aussi des régions de forme intermédiaire.

Le terme d'*intersexué*, renfermant une idée intéressante, mérite d'être conservé, mais il nous semble inutile de l'opposer

à celui de gynandromorphe. Le premier évoque la genèse et la signification biologique de l'animal aberrant, tandis que le second n'est relatif qu'aux données immédiates de l'analyse morphologique ; aussi peut-on dire que le gynandromorphisme est la forme la plus habituelle de l'intersexualité.

La présence, sur un individu sexué, de caractères primaires ou secondaires appartenant à l'autre sexe a été signalée dans presque tous les groupes d'animaux gonochoriques ⁽¹⁾.

On a trouvé des glandes mixtes chez des Étoiles de mer (CUÉNOT, 1898, DELAGE, 1902) et des Oursins. Chez les Vers, le gynandromorphisme n'est pas inconnu (CAULLERY et MESNIL, 18). BALTZER (14) en a signalé plusieurs cas chez *Bonellia* au cours de ses intéressantes expériences de modification sexuelle sous l'influence de facteurs externes. Il ressort des expériences de GOULD (17) sur *Crepidula* et des observations de DANTAN sur les Huitres que le sexe des Mollusques peut aussi présenter une forte labilité.

Les Arachnides ont livré quelques exemples de gynandromorphisme mais ce sont les Insectes, chez lesquels les sexes sont toujours séparés et généralement très distincts, qui ont fourni les cas les plus nombreux et les plus typiques. Rien que chez les Papillons, on connaît plus d'un millier d'individus offrant le mélange des caractères sexuels. Beaucoup sont nettement divisés en deux parties, respectivement mâle et femelle. Il est remarquable que certaines espèces et même certaines lignées semblent particulièrement prédisposées à la production de ces anomalies ⁽²⁾.

(1) Nous laissons totalement de côté les animaux normalement hermaphrodites, chez lesquels la question des caractères secondaires ne se pose pas.

(2) Il convient de signaler ici toute une série de faits offrant quelques analogies avec l'intersexualité et le gynandromorphisme et que l'on réunit sous le nom de polymorphisme sexuel.

Lorsque, dans une espèce, un sexe est représenté par plusieurs types, il arrive qu'un ou plusieurs de ceux-ci rappelle plus ou moins l'aspect des individus du sexe opposé.

On peut ainsi distinguer, chez des Lucanides, des Dynastides, une *pœcilandrie de stature*, chez les Lycènes, une *pœcilandrie chromatique* et chez les Bostrychides un polymorphisme que LESNE (C. R. Ac. Sc. 1901) a décrit sous le nom de *pœcilandrie périodique*.

Dans ce dernier cas, il est possible d'observer, dans une même espèce, plusieurs types de mâles se rapprochant graduellement du type femelle suivant un processus de féminisation qui intéresse successivement la tête, le prothorax et les élytres. L'armature génitale, toujours normale, indique que l'on a affaire à de vrais

Chez les Vertébrés la question se complique par la présence d'hormones, substances sécrétées par les gonades et influençant plus ou moins fortement l'apparition des caractères sexuels secondaires. Il importe, en effet, de ne pas confondre les modifications sexuelles provenant d'une castration expérimentale, pathologique ou sénile, avec le véritable gynandromorphisme qui existe d'ailleurs très certainement ici.

On a signalé, chez les Poissons, des gynandromorphes chez des Squales (VAYSSIÈRE) et chez *Fundulus*. L. LEFEBVRE a trouvé, dans ses élevages, des femelles de *Xiphophorus helleri*, d'ailleurs stériles, dont la nageoire caudale se terminait en glaive comme chez le mâle. L'absence presque générale de caractères sexuels secondaires très nets explique sans doute la rareté des gynandromorphes dans cet ordre, car l'on a signalé fréquemment la présence de glandes mixtes.

Un grand nombre d'anomalies sexuelles ont été décrites chez les Batraciens mais l'on sait par les expériences d'HERTWIG (06) que, chez ces animaux, le sexe possède une labilité remarquable dans le jeune âge.

Le gynandromorphisme semble rare chez les Reptiles. MORGAN (19) en cite deux cas chez *Lacerta agilis* et *Testudo graeca*.

Outre un très grand nombre d'exemples de mélanges de caractères sexuels dus à des altérations des gonades, les Oiseaux offrent plusieurs cas très nets de gynandromorphisme, dont quatre sont des gynandromorphes bipartis. Le Pinson de WEBER et le Bouvreuil de POLL sont, en quelque sorte, classiques. L'action des hormones est, à elle seule, impuissante à rendre compte de dispositions de ce genre.

Les cas de véritable gynandromorphisme sont extrêmement rares chez les Mammifères; il semble que les anomalies des caractères secondaires n'accompagnent jamais des gonades normales et les gynandromorphes nettement bipartis paraissent inconnus. Là, encore, il est difficile de démêler ce qui doit être attribué à l'action des hormones.

Les gynandromorphes ont longtemps été considérés comme des cas tératologiques sans grande signification biologique et

mâles. Il ne s'agit donc pas à proprement parler d'intersexualité mais plutôt d'une pœcilandrie gynandromorphique.

leur genèse attribuée à quelque accident de fécondation. Il fallut pourtant s'apercevoir que certaines races et surtout certains croisements se montraient plus fertiles que d'autres en anomalies sexuelles. C'est en croisant des races de Vers à soie françaises et japonaises que TOYAMA (06) obtint ses curieux individus bipartis pour le sexe et la race. En reprenant, en grand, des expériences de cet ordre sur un autre Bombycien, *Lymantria dispar*, R. GOLDSCHMIDT arriva à produire, à volonté, par des croisements judicieusement choisis, des Papillons offrant un gynandromorphisme d'un degré plus ou moins accentué. Ainsi s'établit la notion de *formes intersexuelles*, indiquant qu'à l'origine de ces anomalies est un conflit entre les forces déterminant l'apparition de l'un ou de l'autre sexe. Cette notion fut reprise par RIDDLE (16) pour les Pigeons dont il détermine le sexe par des croisements judicieux ou en soumettant la mère à un travail reproducteur excessif, et par BANTA (16) pour les Cladocères. Il est probable qu'elle pourrait s'appliquer à un grand nombre de cas de gynandromorphisme. Le croisement entre variétés qui est, depuis longtemps, connu pour changer la proportion des sexes dans la progéniture et former des individus stériles, semble être aussi un des principaux moyens de faire naître les intersexués. KEILIN et NUTTALL (19) ont obtenu un grand nombre de ceux-ci par croisement du *Pediculus capitis* et du *Pediculus corporis*.

Les Crustacés gynandromorphes. — Au cours de notre revue rapide des faits de gynandromorphisme, nous avons momentanément négligé les Crustacés qu'il convient d'examiner maintenant avec quelques détails. Ces animaux, chez lesquels on n'a d'ailleurs pas encore signalé d'hétérochromosome, semblent posséder une stabilité sexuelle moins forte que celle des autres Arthropodes (1).

Laissant de côté les cas classiques d'hermaphrodisme simultané ou successif imputables à la fixation ou au parasitisme (Cir-

(1) MALAQUIN (1901, *Arch. Zool. Exp.*) a montré que chez les Monstrillides endoparasites des Salmacyns, le sexe est en rapport avec le nombre de parasites contenus dans l'hôte. On ne trouve jamais plus d'une femelle dans la même Annélide. La multiplicité des embryons détermine le sexe mâle et peut même engendrer le nanisme avec atrophie des gonades.

ripèdes, Cymothoadiens, Cryptoniciens, etc.) on peut citer à l'appui de cette opinion les exemples suivants :

Les jeunes mâles de certains Amphipodes (*Orchestia gammarellus*, *O. deshayesi*) forment presque toujours des œufs dans leurs testicules (NEBESKI, 1880, CH. BOULENGER, 1908). Un fait analogue se rencontre chez une Gêbie du Japon (*Gebia major*) et chez une Crevette de nos côtes (*Lyasmata seticaudata*).

Dans un genre d'Ecrevisse, *Parastacus*, les mâles et les femelles, bien qu'ayant des glandes unisexuées, possèdent les deux paires de conduits évacuateurs ainsi que leurs pores génitaux à la base des troisièmes et cinquièmes paires de pattes. *Calocaris macandracae* est, d'après WOLLEBOEK (1909), un véritable hermaphrodite avec les deux sortes de glandes. Rappelons pour mémoire les cas où une infestation parasitaire modifie la sexualité de certains crabes (castration parasitaire de GIARD).

Il n'est donc pas étonnant de trouver chez les crustacés de nombreux cas où les sexes sont accidentellement mélangés. On connaît, parmi les Homards (NICHOLS, 1734 et A. P. WRIGHT, 1919) et les Langoustes (BURGER, 1902) trois cas de gynandromorphisme biparti (*bilateral gynandromorphs* des Anglais). Un certain nombre d'Ecrevisses gynandromorphes ont été décrites notamment par W. SCHIMKEWITSCH (1889), W. BENHAM (1891), V. LA VALETTE SAINT-GEORGE (1892), FAXON (1898), HAY (1907), E. A. ANDREWS (1909). L'une d'elles a un ovaire de chaque côté et de plus, à droite, un testicule stérile muni de son canal déférent. La forme extérieure est celle d'un jeune mâle sauf pour les pores génitaux qui s'ouvrent à la base de la troisième paire de pattes. Des gynandromorphes sont également connus dans le genre *Cambarus*. Il ressort des notes d'EWING (1885) et de BERGENDAL (1888), que des faits analogues se présentent chez les Crabes. Tout récemment MORGAN (20) décrit sous le nom d'*intersexes* un certain nombre de Crabes (*Unca*) offrant quelques anomalies des caractères sexuels secondaires, et dont l'organisation interne n'est malheureusement pas étudiée. Dans plusieurs des cas rapportés, où des mâles ne se rapprochent du type femelle que par l'égalité des deux pinces, on peut mettre en cause un simple arrêt de développement de la pince normalement plus forte :

Si l'on passe aux Entomostracés, on trouve des faits sembla-

bles. REHBERG (1880) a décrit un *Cyclops agilis* présentant des caractères mâles à droite et femelles à gauche. J. RICHARD (89) signale un individu mâle de *Diaptomus caeruleus* portant à droite une antenne du type femelle. Plus récemment MRAZEK (1914) et BREMER (1914) ont revu des cas analogues.

Les Euphyllopodes, en raison de leur rareté relative, n'ont fourni jusqu'ici que peu d'exemples de gynandromorphisme.

En janvier 1880, C. F. GISSLER trouve dans une petite mare, parmi un grand nombre d'*Eubbranchipus vernalis* « pâles et transparents » un individu « hermaphrodite » et le décrit avec soin. Il s'agit d'un gynandromorphe biparti. Le côté droit, de sexe mâle, est presque normal; l'auteur note seulement que l'extrémité du crochet antennaire d'accouplement est moins ridé que sur les individus normaux. Le côté femelle est plus aberrant: le cordon ovarien est tordu et ne laisse voir qu'un seul œuf; l'oviducte ne forme plus qu'un sac triangulaire clos de toutes parts et porte des glandes cémentaires irrégulièrement distribuées. Du côté gauche (♀), le segment génital est moins développé que de coutume et porte deux protubérances imperforées.

HENRY BERNARD (91 et 96) a signalé chez des femelles de *Lepidurus glacialis*, puis chez *Apusanceri formis* et *Lepidurus apus* des glandes mixtes dont certaines régions produisaient des gamètes mâles. Il en a conclu à l'hermaphrodisme normal et fonctionnel des Phyllopodes. D'autre part, chez des *Apus cancriformis* mâles, ZOGRAF (07) a trouvé des tétrades (œufs et cellules nourricières) issues de la paroi du testicule.

Nous allons maintenant examiner en détail l'historique de la question chez les Cladocères.

Pour la première fois, KURZ signale en 1874, sous le nom d'*androgynae missbildung* quatre cas d'intersexualité chez les Cladocères. Il décrit d'abord un individu de *D. pulex* de GEER, dont l'antennule droite est du type ♀, tandis que la gauche est du type ♂, mais plus petite. De ce même côté gauche, se trouve une première patte munie d'un crochet et d'un fouet (type ♂) et un testicule bien développé, rempli de spermatozoïdes, tandis que le côté droit montre un ovaire et une première patte ♀. L'ensemble de l'animal (tête, carapace, abdomen) est d'ailleurs femelle quoique le bord antérieur des valves, courbé et cilié,

se rapproche du type ♂. Cet animal a été observé en octobre 1873. Au mois d'août de la même année Kurz avait vu un exemplaire de *Daphnia schaefferi* Baird (variété de *D. magna* Straus) qui s'écartait du type ♀ par la présence, à droite, d'une antennule de forme analogue à celle du ♂, mais notablement plus réduite et dépourvue de soie sensitive. La nature des gonades n'est pas notée.

Les deux autres Cladocères aberrants appartiennent à l'espèce *Alona quadrangularis* (O. F. Muller). L'un, trouvé en novembre, a l'apparence générale d'un mâle et présente effectivement du côté gauche une antennule munie d'un flagellum, une patte portant un crochet (plus réduit que normal), et un testicule fonctionnel. À droite, par contre, l'antennule est dépourvue de flagellum, la patte est du type ♀ et il y a un ovaire. Le second spécimen, trouvé en mai, a également le contour général d'un mâle, mais porte deux antennules ♀. La première patte droite est du type ♂; le postabdomen est conforme au type ♀ mais contient un canal déférent. Le côté gauche et les gonades n'ont pas été observés.

Ainsi, les deux individus dont les gonades furent examinées se montrèrent de véritables hermaphrodites. Ces premières trouvailles laisseraient donc supposer un rapport étroit entre la glande sexuelle et les caractères secondaires. KURZ (74) ayant trouvé tous ses spécimens aberrants au moment où les mâles commencent à apparaître, voit en eux des formes de transition entre les deux sexes. Il suppose qu'ils proviennent de germes mâles ayant fait retour au type femelle.

Aucune autre mention de Cladocères intersexués n'est faite jusqu'en 1897 où GROSCHOWSKI décrit une *Leptodora hyalina* (= *L. kindtii*, Focke) possédant des antennules appartenant chacune à un sexe différent et une femelle de *Rhyppophilus personatus* Schödler (= *Pleuroxus uncinatus* Baird) ayant un rostre de forme masculine. Ces deux spécimens, dont les gonades ne sont pas décrites, avaient été capturés à la fin de l'été.

WOLTERECK en 1908 signale, sans plus de détail, la présence de « Zwitterbildung » parmi des *Daphnia longispina*.

En 1909 paraît pour la première fois, sous la signature d'O. KUTTNER, une étude sérieuse de la question. L'auteur ayant découvert, dans ses cultures de *D. pulex*, une femelle portant

une anomalie antennulaire, en étudie attentivement la descendance. Il trouve ainsi un grand nombre de « pseudo-hermaphrodites » et trois hermaphrodites vrais qu'il décrit avec quelque soin. On voit, par ses descriptions et ses figures, la variété des formes intermédiaires, et la possibilité de variations indépendantes dans un même organe. Un individu porte d'un côté une patte munie d'un crochet et d'un fouet court, et de l'autre une patte dépourvue de crochet, mais munie d'un long fouet. L'auteur commet d'ailleurs quelques erreurs, notamment lorsqu'il qualifie de « männliche Tastborste » (p. 660) la soie sensitive qui existe dans les deux sexes. Il ne signale pas de glandes anormales, mais, chez un individu portant un testicule à droite, il aperçoit à gauche une glande ne montrant qu'une traînée de « tissu pâle ». Quatre générations sont suivies et chacune d'elles fournit environ 25 0/0 de mâles et de pseudo-hermaphrodites et 75 0/0 de femelles. L'auteur, tout en reconnaissant que ce nombre, bien que d'allure mendélienne, ne peut autoriser à faire appel aux lois de l'hybridation, pense que l'on est en présence d'un fait de « mécanique héréditaire ». A la vérité ces chiffres n'ont aucune importance ; ils sont fonction du nombre de pontes examinées, puisque KETNER nous apprend que la proportion d'anormaux peut varier de 0 à 100 0/0 d'une portée à la suivante. Ils réunissent d'ailleurs abusivement les mâles normaux et les gynandromorphes.

En 1913 ASHWORTH donne une description minutieuse de quatre *D. pulex* intersexuées. La masculinisation est faible, les ovaires sont normaux ainsi que les descendants qui furent examinés.

C'est au milieu d'avril 1915 que nous trouvons notre première Daphnie gynandromorphe dans une culture de *D. atkinsoni* mal alimentées.

En 1916 et 1918 paraissent, dans les *Proceedings* de l'Académie nationale des Sciences de Washington, deux notes de A. M. BANTA dont nous n'avons eu connaissance qu'au début de 1919. C'est le travail le plus intéressant paru sur la question. L'auteur trouve des aberrations sexuelles dans des lignées de *Simocephalus vetulus* et de *Daphnia longispina* cultivées depuis longtemps en laboratoire, et en étudie la transmission héréditaire pendant un grand nombre de générations. Il assi-

mile tout à fait ces animaux aberrants, qu'il nomme *sex intergrades*, aux intersexués de GOLDSCHMIDT et de RIDDLE. Il insiste sur l'abondance des caractères intermédiaires, tout en notant que parfois des organes complètement ♂ et d'autres complètement ♀ se trouvent réunis sur un même animal. La proportion d'intersexués et de mâles est fort grande chez *Simocephalus* (en moyenne 40 0/0 de ♂, 8 0/0 de ♀ et le reste en « sex intergrades »), plus faible chez *D. longispina*. Au cours des chapitres IV et VII nous indiquerons et critiquerons au besoin les principaux résultats acquis par BANTA.

Pour être complet nous devons signaler les intéressantes trouvailles, encore inédites, de notre ami A. VANDEL. C'est d'abord celle d'un individu de *Pleuroxus trigonellus* qui, bien que possédant un postabdomen ♀ typique, montrait à droite un crochet d'accouplement à la première patte et une antenne ♂. Le côté gauche ainsi que les gonades n'ont pu être étudiés par suite d'un accident de préparation. Dans une lignée de *D. pulex* provenant d'un bassin du Jardin botanique au Muséum, VANDEL a trouvé, mêlés à de nombreux mâles, un certain nombre de Daphnies gynandromorphes semblables à celles décrites par KUTTNER. Nous avons retrouvé nous-mêmes l'année suivante, dans un bassin voisin du premier, des gynandromorphes analogues, provenant, sans doute, de la même lignée. Les aberrations nous ont paru moins fréquentes que chez *D. atkinsoni*.

On voit par cet exposé que des anomalies sexuelles ont été signalées jusqu'ici chez 9 espèces de Cladocères dont 4 appartenant au genre *Daphnia* ⁽¹⁾. C'est chez *D. pulex* que le phénomène a été observé le plus souvent, ce qui tient, sans doute à la netteté des différences sexuelles chez cette espèce et à sa large répartition.

1. — Description du mâle et de la femelle de « *Daphnia atkinsoni* »

Les 350 Daphnies anormales qui nous ont permis une étude détaillée de l'intersexualité appartiennent à l'espèce *Daphnia*

(1) Bien que la priorité du mot *Daphne* (O. F. Muller 1776) ait été signalée par KEILHACK, nous croyons préférable de nous en tenir au terme de *Daphnia* (O. F. Muller 1785) universellement connu.

atkinsoni décrite en 1859 par BAIRD parmi des Entomostracés récoltés en Palestine. Depuis, cette espèce a été signalée en Autriche, en Suède, en Russie, au Groënland, en Espagne, en Algérie, en Tunisie et en Angleterre. Elle a longtemps été inconnue en France où DE KERHERVÉ et nous-mêmes n'avions obtenu quelques individus que par culture de vase desséchée.

En 1916 PARIS la trouvait dans quelques mares de la Côte d'Or et nous devons à son obligeance d'avoir pu comparer à ceux que nous étudions quelques animaux provenant de ces localités. L'identité est absolue ; bien que les individus venant directement de la pleine eau soient, comme de juste, de taille notablement plus grande.

Afin de mettre en lumière l'importance des anomalies que nous aurons à signaler, il est utile de décrire avec quelques détails les types normaux, mâle et femelle, en insistant sur les caractères distinctifs des deux sexes.

La longueur des femelles adultes peut atteindre jusqu'à 5 millimètres sans l'épine (PARIS 18) mais ce chiffre est tout à fait exceptionnel et c'est 2 millimètres à 2mm.5 qu'il faut compter comme taille normale. La tête forme environ le quart de la longueur du corps ; elle est séparée de celui-ci par une impression dorsale légère (presque nulle chez le jeune). La partie postérieure de la tête (fig. 1) est, chez la femelle adulte, plus haute que la région antérieure dont elle est séparée par une dépression caractéristique très nette. La fornix (repli chitineux protégeant l'insertion de l'antenne) est très développée et va jusqu'au-dessus de l'œil.

Le rostre est court. Les antennules sont subcylindriques, plus grandes que chez aucune autre Daphnie ; elles portent à leur extrémité environ 7 bâtonnets sensitivement courts et, à la base, extérieurement, une fine soie sensitive sortant d'un disque uni.

Les grandes antennes, garnies de petites épines et de cils grêles ne présentent rien de caractéristique au point de vue sexuel.

Les valves, larges dans leur première moitié, se rétrécissent rapidement jusqu'à l'épine caudale, ce qui leur donne un contour subtriangulaire très caractéristique de l'espèce. Le bord dorsal est garni, de part et d'autre, d'une ligne d'épines qui va

de l'épine caudale jusqu'à l'impression dorsale. A ce niveau, les deux lignes, qui généralement cessent alors d'être épineuses, s'infléchissent vers chaque joue et se réunissent après avoir limité un espace cordiforme. Au moment de la mue, la pièce



Fig. 1. — *Daphnia atkinsoni* ♀ (× 43). a¹, antennule ; a², base de l'antenne (cet appendice n'est plus figuré sur les dessins suivants) ; g, glande antennaire ; o, ovaire ; d, crochets dorsaux ; p, postabdomen ; deux œufs dans la cavité incubatrice.

cordiforme ainsi délimitée est découpée dans la région nucale et se trouve rattachée à la mue des valves (fig. 26). La ligne de suture ne cesse pas toujours de porter des épines en s'écartant de l'impression dorsale. Dans certains cas, les Daphnies por-

tent une sorte de couronne d'épines formée par la continuation des lignes épineuses de la carapace ; il s'agit toujours alors d'animaux de petite taille et mal nourris. Ces conditions, jeunesse et disette, semblent nécessaires mais non suffisantes car, dans une même culture, des animaux de taille semblable peuvent être munis ou privés de cet ornement céphalique. Celui-ci disparaît d'ailleurs après une ou deux mues ⁽¹⁾.

Le bord ventral de la carapace est muni de quelques petites dents et intérieurement de cils grêles assez abondants et plus longs dans la région médiane (fig. 26, dr.).

La fornix céphalique se prolonge sur le côté des valves par une fornix secondaire qui se poursuit jusqu'à la région ovarienne. Elle est parfois munie de denticulations dans les mêmes conditions que la couronne céphalique mais plus fréquemment.

La cavité incubatrice est plus ou moins large suivant l'âge de la mère et l'importance des pontes ; elle est limitée vers le bas par des prolongements dorsaux ou crochets abdominaux. Ceux-ci sont au nombre de trois, le supérieur étant beaucoup plus grand que les suivants. La partie dorsale du thorax porte quatre petites boursouffures que SCHARFENBERG (10) a décrites chez *D. magna* comme des organes sensoriels énigmatiques en rapport avec l'ovaire. Nous avons pu nous convaincre, par de nombreux examens portant sur plusieurs espèces de Daphnies, que ces organes de la cavité incubatrice existent chez les mâles comme chez les femelles.

Le postabdomen porte dans la partie distale de son bord doïsal, de chaque côté de l'anus, une série de 10 à 12 dents recourbées.

Des 5 paires de pattes, seule la première offre des caractéristiques sexuelles. Nous en donnerons une description détaillée au chapitre III.

De chaque côté de l'intestin se trouve un ovaire s'étendant de la région cardiaque jusqu'à la 5^e paire de pattes (voir ch. IV).

Mâle. — Le mâle (fig. 2) reste toujours de petite taille, environ

(1) RICHARD a décrit sous le nom de *D. bolivari* une variété de *D. atkinsoni* portant normalement à l'état adulte la couronne épineuse. Cette couronne serait même formée de deux rangs d'épines. A la vérité, nous avons rencontré parfois une disposition analogue chez de jeunes *D. atkinsoni*, mais nous avons pu nous convaincre que l'un des deux rangs appartenait à la nouvelle carapace, tandis que l'autre partait avec la mue.

de 1 mm. 3 à 2 millimètres. Le front bas et saillant contient un œil volumineux. Contrairement à ce qui existe chez la femelle, la partie antérieure de la tête est plus haute que la région postérieure, qui s'abaisse fortement jusqu'à l'impression dorsale, faible mais nette.

De part et d'autre du rostre, émoussé et relevé, partent deux



Fig. 2. — *D. atkinsoni* ♂ ($\times 47$). La première patte droite n'est pas figurée.

longues antennules mobiles, normalement dirigées en avant (fig. 19). Elles sont ornées sur toute leur longueur de séries de petites lignes épineuses transversales et portent à leur extrémité, en plus des 7 bâtonnets sensitifs, un *flagellum* biarticulé dont la partie distale porte inférieurement une sorte de petite brosse formée de poils courts. Près de son extrémité antérieure, l'antennule présente extérieurement une soie sensitive, homologue de celle que l'on voit à la *base* de l'organe femelle correspondant ⁽¹⁾.

(1) On admet généralement que, dans le règne animal, le mâle présente un type plus évolué, c'est-à-dire plus éloigné de la forme originelle que la femelle. C'est

Les pattes de la première paire sont munies d'un crochet servant à retenir la femelle lors de l'accouplement et d'un long fouet, homologue de la soie, plus courte, dont est pourvue la patte ♀ (fig. 23, p. 38).

Au lieu d'être régulièrement courbées comme chez la femelle, les valves de la carapace présentent, en haut, un angle saillant, à bord épaissi, abondamment garni de soies. A la hauteur des crochets des pattes, les valves s'écartent l'une de l'autre afin de permettre le libre jeu de ces appendices.

Le postabdomen (fig. 3) se distingue, à première vue, de celui



Fig. 3. — Postabdomen ♂ ($\times 100$), d'après la mue.

de la femelle par la présence de deux tubulures ou papilles génitales où aboutissent les canaux déférents. La région anale, concave, est garnie d'une dizaine de dents plus fines que celles que possède la femelle en cet endroit. D'autres dents minuscules se voient à la partie postérieure des papilles. Les crochets abdominaux sont représentés par trois saillies à peine indiquées et la cavité incubatrice est très réduite.

Les testicules forment, comme les ovaires, deux masses allongées de part et d'autre de l'intestin (voir chap. IV).

Il faut ajouter que les mâles ont une allure plus vive et sont

à une opinion opposée que conduirait l'étude des antennules des Daphnies. Remarquons en effet : 1° que l'embryon, qui est censé reproduire des stades évolutifs antérieurs, possède des antennules relativement plus importantes que chez la femelle adulte ; 2° que les types de Cladocères généralement considérés comme primitifs (*Sida*, *Moïna*) ont des antennules femelles d'assez grande taille ; 3° que typiquement les deux paires d'antennes diffèrent peu de longueur chez le Crustacé (*Nauplius*), que cette différence est énorme chez les femelles de *Daphnie* et beaucoup plus faible chez les mâles (longueur, mobilité, ornementation épineuse, présence du flagellum, homologue probable d'une soie).

Il résulte de ces considérations que c'est chez la femelle que l'antennule a subi la modification la plus forte par rapport aux formes ancestrales présumées.

généralement plus colorés que les femelles. Ce dernier caractère, qui permet souvent de les distinguer au sein d'une culture, est dû principalement aux gouttelettes graisseuses dont leur corps est bourré.

Comme on a pu le voir par ces descriptions et par les figures, les caractères sexuels distinctifs de *D. atkinsoni*, plus nets que chez la plupart des autres Daphnides, permettent une analyse minutieuse de l'intersexualité.

II. — Description des Daphnies intersexuées

Les Daphnies intersexuées dont l'étude fait l'objet de ce travail ont été trouvées soit au cours de prélèvements effectués dans des cultures en masse, soit dans des séries d'élevages méthodiquement suivis, portée par portée, pendant plusieurs générations ainsi qu'il sera expliqué au chapitre VII. Chacune d'elles est désignée par un numéro relatif à l'ordre dans lequel elle a été trouvée.

Ne pouvant songer à décrire les 350 Daphnies aberrantes examinées au cours de nos recherches, beaucoup offrant d'ailleurs entre elles une grande similitude, nous nous bornerons à présenter ici les principaux types, en les rangeant en 9 catégories d'après leur masculinité croissante (de 0 = femelle normale à 10 = mâle normal). En dehors de l'ordre qu'elles introduiront dans l'exposé, ces catégories auront l'avantage de permettre de désigner, par la suite, chaque intersexué par un exposant indiquant approximativement le degré de la masculinisation. Il faut seulement noter que la création de ces catégories est totalement artificielle, que de l'une à l'autre la masculinisation n'est pas régulièrement progressive et que l'attribution d'un individu à l'une d'elles est, en partie, affaire d'appréciation personnelle, tous les termes de passage pouvant exister.

Afin d'user de règles suffisamment claires, nous nous appuyons, pour établir ces catégories, sur les principes suivants. 1° Se borner à considérer les parties les plus importantes : antennes, carapace, pattes, postabdomen, gonades. 2° Tenir compte du nombre d'organes masculinisés sur le côté où ces organes sont le plus nombreux.

Les animaux n'ayant que des anomalies antennulaires étant

fort nombreux, nous leur réservons les trois premières catégories. Viendront ensuite ceux qui possèdent, en plus, une, deux ou trois autres régions modifiées. Les trois dernières catégories comprendront les animaux ayant, à la place d'ovaires normaux, respectivement : deux glandes anormales, un ovo-testis et un testicule et deux testicules.

Nous décrirons d'abord les intersexués asymétriques, de beaucoup les plus nombreux, puis, s'il y a lieu, ceux qui sont exceptionnellement symétriques. Nous finirons par les individus chez lesquels l'asymétrie change de sens suivant l'organe considéré (asymétrie inversée).

Catégorie I. — Nous plaçons dans cette première catégorie les individus femelles présentant une anomalie légère de l'antennule, sans que celle-ci porte de flagellum. Il s'agit généralement soit de bosse à la base de l'antennule, la soie pouvant alors être portée par cette protubérance (fig. 20, n° 6) ou demeurer à sa place habituelle, soit d'appendices saillant diversement de l'organe (fig. 22, à droite). La région anormale porte souvent des séries de petites épines analogues à celles de l'antennule ♂. Nous plaçons également ici les animaux portant une antennule recourbée en avant ; trois de ceux-ci (203, 295, 330), ayant les deux antennules dans ce cas, sont symétriques.

A part ces exceptions, une seule antennule est touchée dans cette première série comprenant 62 individus.

Notons que ces anomalies sont si faibles que l'on ne songerait pas à y voir de l'intersexualité si des formes de passage ne les reliaient pas à des aberrations plus importantes. Des dispositions telles que celle que présente le n° 6 rappellent d'ailleurs l'état jeune de certaines antennules plus modifiées (voir I fig. 19, p. 33).

Catégorie II. — Nous rangeons à la suite les animaux offrant deux types d'anomalies antennulaires qui, bien que de natures et peut-être de genèses différentes, présentent des degrés d'intersexualité équivalents. La première anomalie (type I) consiste dans la présence sur une antennule ♀ d'un



Fig. 4. — à droite du n° 15 ($\times 200$) ; la protubérance portant le flagellum est plissée en accordéon, ce qui lui donne un aspect polyarticulé.

flagellum, généralement porté par une proéminence issue de diverses régions de l'organe [25 cas] (fig. 4 et 22 à gauche). Dans l'autre type (2) l'antennule ne possède pas de flagellum mais se rapproche du type ♂ par sa taille et sa direction [8 exemples]. Dans ce cas la soie ne reste généralement pas à la base de l'antennule, mais occupe des positions diverses le long de cet appendice.

L'antennule du côté opposé est normale ou appartient aux types décrits dans la catégorie précédente.

Catégorie III. — Dans cette catégorie sont réunis les individus ♀ portant une antennule répondant plus ou moins exactement au type ♂, c'est-à-dire ayant à l'extrémité un flagellum



Fig. 5. — Antennules du n° 195 ($\times 250$); la droite (second plan) est du type ♀ normal.

dirigé parallèlement aux bâtonnets. Ces antennules sont mobiles ou fixes, de taille et de direction variables; la soie occupe des situations diverses mais est très rarement basale. Toutes les formes de passage existent entre les types de la catégorie précédente et l'organe ♂ parfait (n° 195, fig. 5). L'antennule du côté opposé est fréquemment modifiée suivant le même type (n° 74, fig. 33) ou un de ceux qui sont décrits précédemment. Il existe même quelques individus symétriques.

Catégorie IV. — Les intersexués dont nous avons parlé jusqu'ici ne présentaient que des anomalies antennulaires; nous décrirons maintenant ceux qui offrent, de plus, une seconde région plus ou moins masculinisée: carapace, patte ou postabdomen. La masculinisation porte sur les deux côtés ou sur un seul; elle n'est pas nécessairement plus accentuée sur l'antennule que sur l'autre région anormale. Voici quelques exemples:

N° 166 : à dr. : ant. ♀ légèrement recourbée en avant et papille génitale rudimentaire.

N° 21 : à dr. : ant. ♀ portant une protubérance, bord de la carapace épaissi et cilié.

N° 94 : à dr. : ant. ♀, crochet normal, fouet rud. ; à g. : ant. ♂ pas de crochet, fouet développé (inversion de l'asymétrie).

Le plus souvent la région antennulaire est la plus touchée. Ex. : n° 315 : à dr. : ant. genre catég. II type 1, patte ♀ ; à g. : ant. catég. III, patte ♂. Aucun individu symétrique n'a été trouvé mais 3 cas d'inversion de l'asymétrie ont été observés.

N° 15 : à dr. : ant. catég. II type 1 (fig. 4) ; à g. : pap. génit. rudimentaire.

N° 19 : à dr. : ant. interm. catég. II type 2 (fig. 20) ; à g. : carap. lég. épaissie et ciliée.

N° 257 : (fig. 6) à dr. : ant. catég. II type 2 courbée ; à g. : ant. catég. I, carapace proche du type ♂.

N° 310 : à dr. : ant. ♂ un peu courte ; à g. : ant. ♀ courbée (catég. I) et patte ♂ (voir plus haut n° 94).

Cette quatrième catégorie renferme 41 individus parmi lesquels 16 portent la 2^e anomalie sur la carapace, 17 sur les pattes et 8 sur le postabdomen.

Catégorie V. — Sur les animaux de cette catégorie les anomalies antennulaires coïncident avec des aberrations portant sur deux autres parties différentes du corps : carapace et pattes (combinaison la plus fréquente), carapace et postabdomen, pattes et postabdomen. Pour chaque région, la modification peut porter sur un ou sur deux côtés. Voici quelques exemples :

N° 170 : à dr. : a¹ ♂, carap. presque ♂, crochet et fouet ; à g. : ant. ♀ recourbée en avant, carap. interm., patte interm., postabdomen ♀.

N° 234 : à g. : a¹ ♀ recourbée en avant, carap. interm. ciliée, patte ♂. (Les régions non décrites sont toujours du type ♀.)

N° 302 (fig. 7) : à dr. : a¹ ♂, patte interm., crochet faible ; à g. : a¹ ♂ fixe et dirigée vers le bas, carap. très lég. ciliée, patte interm., crochet faible.

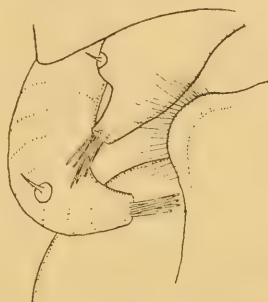


Fig. 6. — Antennules et carapace du n° 257 (× 200).

Les trois régions peuvent n'être que très légèrement modifiées. Ex. :

N° 320 : à g. : a¹ ♀ portant une saillie, carap. interm., pap. génit. rudimentaire.

N° 333 : à dr. : a¹ ♀ portant une protubérance, carap. très

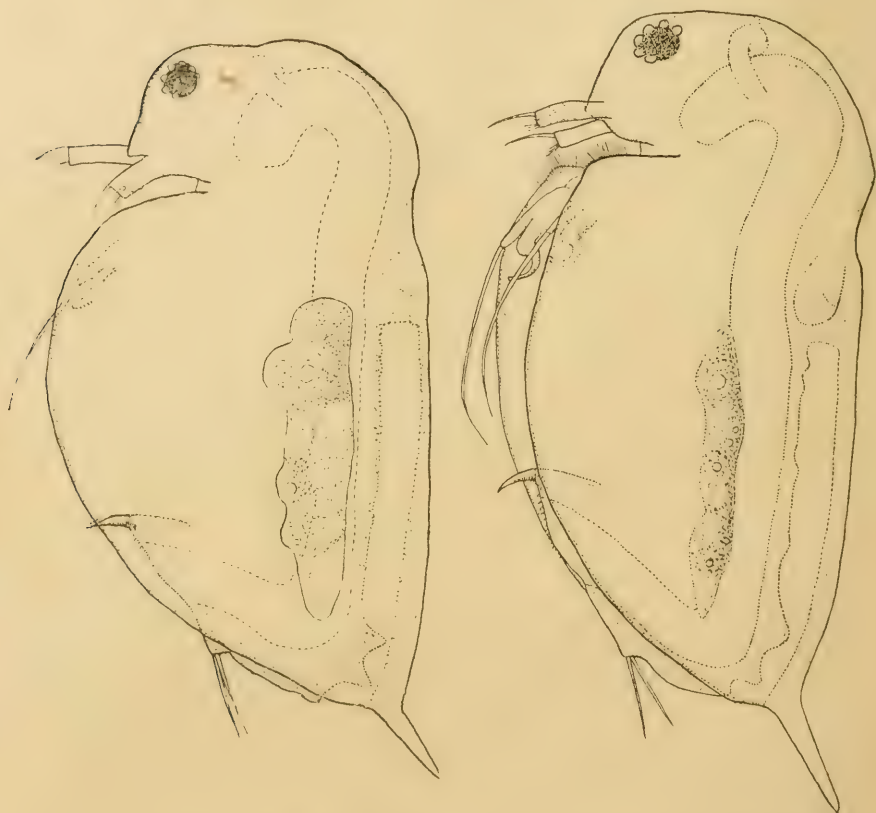


Fig. 7. — N° 302 (× 43).

Fig. 8. — N° 207 (× 43), Type symétrique.

légèrement masculinisée, patte interm., fouet court, crochet rudimentaire.

Le n° 207 (fig. 8) s'est montré tout à fait symétrique : rostre interm., 2 ant. ♂ médiocrement développées, 2 pattes ♂, carapace intermédiaire de chaque côté.

On rencontre quelques cas d'asymétrie inversée :

N° 331 : à dr. : carap. interm., à g. : a¹ ♂ immobile, carap. ♀, patte intermédiaire.

N° 243 (fig. 9) : à dr. : a¹ ♂ immobile, carap. ♀ ; à g. : a¹ ♀ mais carap. interm. ciliée, crochet et fouet rudimentaire.



Fig. 9. — N° 243 ($\times 43$). A dr. : la patte et la carap. sont du type ♀.

Catégorie VI. — Dans cette catégorie la masculinisation porte, à la fois, sur les antennules, les pattes, la carapace et le postabdomen, mais à des degrés variables. Un côté est presque toujours plus touché, mais l'autre n'est jamais indemne (exception n° 183). Les animaux sont encore capables de pondre des œufs, mais en petit nombre.

Ex. n° 54 : à g. : ant. ♀ assez longue et recourbée, carap. interm., crochet, fouet, pap. gén rud. ; à dr. : ant. ♀ portant un rudiment de flagellum ; pond à plusieurs reprises des œufs qui avortent plus ou moins précocement.

N° 183 : à dr. : ant. ♀ assez grosse, recourbée et garnie d'épines (caractères ♂), carapace interm., patte lég. masculinisée, postabdomen offrant une interruption dans la ligne d'épines (caract. ♂); type ♀ à g.; (masculinisation faible répartie sur quatre régions).

N° 235 : à g. : a¹ ♂, carap. type ♂, patte ♂, pap. gén. rud.; à dr. : a¹ ♀ recourbée, carap. presque ♀, patte ♂, pas de pap.. L'animal a eu des portées de 10 ♀, puis de 2 ♀ (sur 6 œufs).

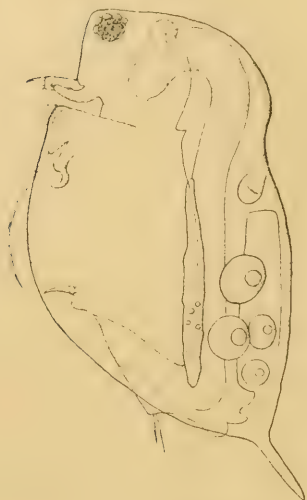


Fig. 10. — N° 250 (× 34).

N° 250 : (fig. 10 et 20) tête et rostre intermédiaires, à dr. : a¹ ♂; à g. : ant. recourbée; des deux côtés, carap. interm. ciliée, patte ♂ et pap. gén. L'animal pond 4 œufs (dont un très petit) qui dégénèrent ainsi que ceux qui se forment ensuite dans l'ovaire.

Dans trois cas l'inversion de l'asymétrie a pu être constatée :

N° 125 : à dr. : a¹ courte, courbée, sans flagellum, carapace un peu épaissie, patte ♂; à g. : type ♀ sauf pap. gén. rud.; forme deux

éphippies puis pond des œufs parthénogénétiques [éclosion de 7 ♀ (sur 8 œufs) puis de 9 ♀ (sur 12 œufs)].

N° 269 : à dr. : a¹ ♂ insérée latéralement sur rostre presque ♀, carap. interm., patte ♂, pap. gén.; à g. : a¹ ♀, carap. presque ♂, patte interm. (fouet, pas de crochet); pap. gén.; 2 ovaires qui d'après la coupe paraissent normaux.

Voir aussi n° 45 (§ V, fig. 32).

Les Daphnies pouvant être classées dans cette catégorie sont en petit nombre, environ 24 dont 9 ayant donné des pontes parthénogénétiques; dans ce cas, une partie, au moins, de ces œufs avortent. La plupart des individus offrant une masculinisation aussi poussée possèdent des gonades nettement anormales et se rangent dans la catégorie suivante.

Catégorie VII. — Mêmes types morphologiques que précédemment, mais la ponte ne s'effectue pas et les œufs dégéné-

rent. Dans un grand nombre de cas l'examen histologique a pu déceler l'existence de glandes mixtes renfermant des cellules germinales ♂ et ♀. Ces ovo-testis sont fréquemment terminés par des canaux déférents plus ou moins bien développés. Voici quelques exemples :

N° 99 : Type ♂, mais à g. l'ant. est un peu renflée à la base et la carapace ainsi que la pap. gén. sont moins accusés; 2 ovo-testis dont les œufs n'occupent que la région médiane.



Fig. 11. — N° 182 (× 43).

N° 182 : (fig. 11) tête type ♀, a' g. type ♂ mais fixe, a' dr., type interm. recourbée et garnie de petites épines dans la région convexe; carapace proche du type ♂ mais peu ciliée surtout à dr.; 2 pattes ♂, pap. gén. à dr. et non à g.; 2 ovo-testis sans canaux déférents, région ♂ réduite et dégénéréscente. Remarquer l'opposition de la tête de forme ♀ et du tronc qui est du type ♂.

N° 273 : (fig. 12) type ♂, mais avec a¹ dr. plus courte et carap. interm. non ciliée à g. ; ovo-testis des deux côtés, partie ♂ réduite ; éphippie anormale.



Fig. 12. — N° 273 (× 30). Sur cette figure, ainsi que sur la suivante, la dimension des cellules du gaufrage de l'éphippie a été exagérée.

Les cas d'asymétrie inversée sont d'autant plus fréquents que le nombre des parties masculinisées est plus grand. Ex :



Fig. 13. — N° 258 (× 30).

N° 75 : à dr. : a¹ ♀, carapace et patte ♂, pas de papille ; à

g. : a¹ ♂, carap. interm., patte ♀, pap. gén; ovaires en dégénérescence.

N° 97 : à dr. : a¹ ♂ normale, carap. et patte ♀ ; à g. : a¹ ♂ fixe à extrémité élargie, soie à la base, carap. légèrement ciliée, patte ♀ ; pap. gén. rud. des deux côtés, crochets dorsaux ♀. 2 ovo-testis avec œufs en dégénérescence, pas de canaux déférents.

N° 258 : (fig. 13) à dr. : a¹ ♂ typique, carap. interm., patte interm. presque ♀, pap. gén., ovo-testis sans canal déférent dont la partie ♂ est confinée dans la région moyenne; à g. : a¹ ♂ courte, carapace plus masculinisée qu'à droite, patte ♂, pap. gén. rud., ovo-testis, avec canal déférent, plein d'œufs, à partie ♂ très réduite.

N° 342 : (fig. 14) : tête intermédiaire avec renflement

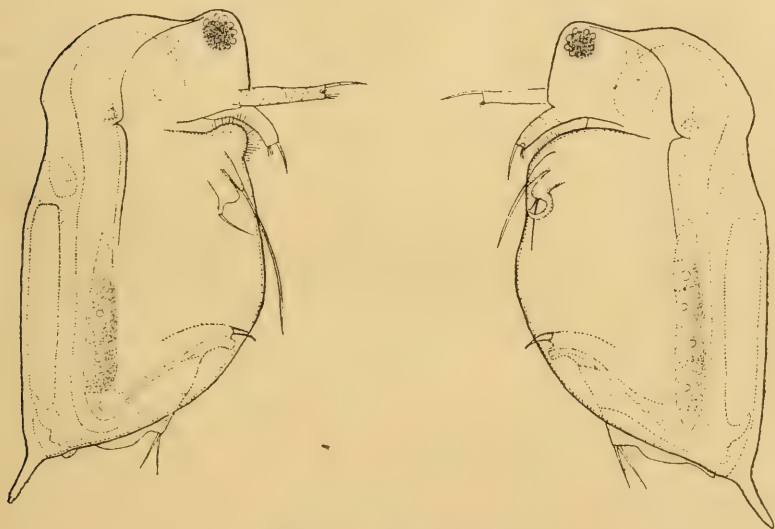


Fig. 14. — N° 342 (× 31).

médian; à dr. : a¹ ♂ mobile, carap. ♂, patte interm. (*fouet* mais *pas de crochet*); à g. : a¹ ♂ fixe dirigée vers le bas, carap. interm., patte interm. (*crochet* et *pas de fouet*), postabdomen type ♂ mais crochets dorsaux interm.; de chaque côté, ovo-testis avec canal déférent.

Catégorie VIII. — Les animaux de cette catégorie (en nombre d'environ 18), très masculinisés portent un testicule

plus ou moins normal d'un côté et de l'autre un ovo-testis. Nous n'avons jamais vu un ovaire normal, capable de pondre, faire pendant à un testicule et il n'est pas impossible que les auteurs (KURZ, KUTTNER, BANTA) ayant signalé des faits de ce genre se soient contentés d'apercevoir, *in vivo*, des œufs dans une glande pour la considérer comme un ovaire.

N° 291 : à dr. : a¹ ♂ courte et immobile, carapace et patte ♀ ; à g. : a¹ ♂ normale, carap. interm. patte ♂, postabdomen ♂. A droite, on apercevait, *in vivo*, un testicule avec canal déférent; la coupe a montré sur le côté dorsal une tétrade en formation (fig. 28). Cet individu constitue donc une forme de passage entre cette catégorie et la précédente. A gauche se trou-

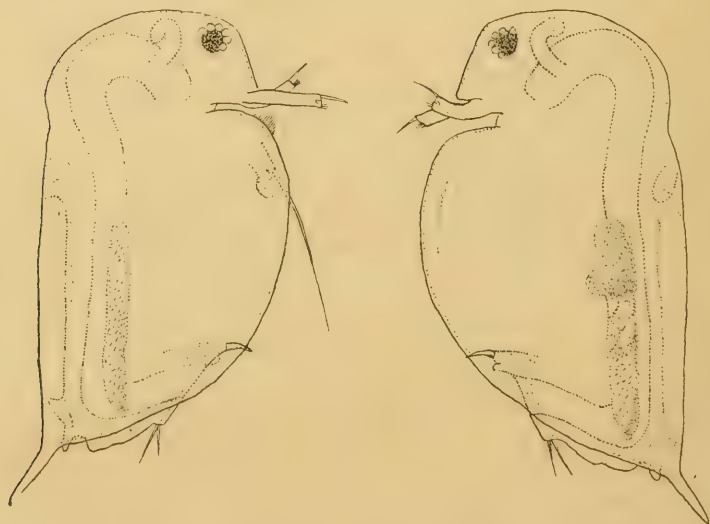


Fig. 15. — N° 284 ($\times 31$).

vaient plusieurs tétrades plus importantes et le canal déférent manquait.

N° 83 *bis* : presque ♂ extérieurement, ant. g. un peu plus courte; testicule normal à g.; ovo-testis (fig. 30) à dr. avec spermatozoïdes et œuf de durée en formation.

N° 98 *bis* : type ♂ avec œil moins proéminent; à dr. la carapace est légèrement arrondie et se rapproche un peu du type ♀ ; à g. : test. normal; à dr. : ovo-testis.

N° 287 : Presque ♂ sauf la patte gauche qui est du type ♀ ; test. à dr., ovo-testis à g.

N° 337 : tête ♀ avec rostre ; à dr. : a¹ ♀ recourbée avec protubérance, carapace presque ♀, patte ♀, ovo testis avec œufs mûrs pleins de matières de réserve, spermatozoïdes et canal déférent terminé en cul-de-sac ; à g. : a¹ ♂, carapace ciliée, patte ♂, test. mûr normal mais dépourvu de canal déférent ; postabd. interm., 2 pap. gén. rud. et crochets dorsaux peu développés.

Un cas d'inversion de l'asymétrie est offert par le n° 284 (fig. 15) : à dr. : a¹ et patte ♂, carap. ciliée, test. dépourvu de canal déférent, pas de papille ; à g. : a¹ ♂ fixe et recourbée carapace non ciliée, patte ♀, pap. gén., ovo-testis (fig. 29) ; tête et crochets dorsaux de forme intermédiaire.

Catégorie IX. — Cette catégorie comprend les animaux munis de deux testicules mais présentant quelque altération du type ♂ normal. Ils sont peu nombreux (5 ou 6). Ex. :

N° 79 : (fig. 16) : type ♂ parfait sauf pour la carapace légèrement arrondie à sa partie moyenne et les antennules : celle de droite se rapproche du genre de la catég. I, par un appendice saillant et sa soie basale ; celle de gauche est plus longue et mobile mais dépourvue de flagellum.



Fig. 16. — N° 79 (× 35).

N° 144 : a¹ gauche ♂ mais la région portant le flagellum est retroussée ; carap. interm. ; ♂ pour le reste.

N° 175 : (fig. 17) à dr. : a¹ courte et légèr. courbée, carap. interm. portant

une encoche, pas de crochet ; à g. : carap. interm., pas de crochet, fouet court et recourbé à sa base ; pap. gén. peu saillantes, crochets dorsaux intermédiaires.

N° 200 : la région oculaire est moins haute que la région médiane de la tête.

N° 326 : ant. g. plus courte, tête de forme intermédiaire.

On a pu voir, par les descriptions précédentes ce qu'une classification fondée sur le nombre des organes modifiés avait d'arbitraire, attendu que chacun de ceux-ci peut être touché à des degrés divers. Cette impression sera confirmée par l'étude

de quelques types aberrants ne pouvant être rangés avec exactitude dans les catégories précédentes.

Tous les intersexués décrits jusqu'ici offraient des anomalies antennulaires; trois exceptions peuvent être citées. Dans les deux premiers cas (191 et 223) seul le côté droit de la carapace,



Fig. 47. — N° 175 ($\times 47$).

épaissi et cilié, était masculinisé. Le n° 274 présentait de plus 2 papilles génitales.

Nous avons vu que les individus, chez lesquels l'intersexualité atteint quatre sortes d'organes, n'ont presque jamais de gonades normales. Exceptionnellement l'impossibilité de pondre, suivie de la dégénérescence des œufs peut se rencontrer chez des animaux appartenant aux cinq premières catégories. Ex. :

N° 167 (catég. I) : l'ant. dr. est recourbée et renflée inférieurement. Les deux ovaires sont atteints de dégénérescence graisseuse.

Les n° 52 et 185 bien qu'appartenant morphologiquement à la catég. IV ont des ovaires dégénérésents; le second porte

même, à g., où se trouve une patte ♂, une ébauche de canal déférent.

Le n° 243 (catég. V) porte à dr. un ovaire dégénéré et à g. un ovô-testis contenant des spermatogonies.

Le n° 181 qui n'a pu être examiné histologiquement semble être dans le même cas. A part le post-abdomen qui est du type femelle, l'animal est d'ailleurs très masculinisé. Les œufs ne purent également être pondus par le n° 37 (fig. 18) catég. V : à dr. ant. ♀ avec protubérance, carap. lég. masculinisée, à g. a¹ ♂; crochets dorsaux ♀, pap. génit. des 2 côtés.

Le n° 336 rentre morphologiquement dans la catég. V car son postabdomen est du type ♀ ; pourtant il porte à dr., côté masculinisé, (a¹, carap. et patte ♂), un testicule sans canal déférent et à g. (a¹, carap. et patte ♀) une glande, ovaire ou ovo-testis, dont les œufs non pondus ont dégénéré. L'animal est mort sans pouvoir être fixé.

Tous ces faits montrent qu'il est impossible de dégager des lois de corrélation dans la variation des organes. On peut, tout au plus, faire quelques remarques : Les antennules, si caractéristiques des sexes, sont plus souvent touchées que les autres organes, ce qui provient sans doute de la précocité de leur différenciation dans l'embryon. Les gonades sont beaucoup moins fréquemment atteintes que les organes externes, et l'anomalie dont elles sont atteintes est généralement d'autant plus forte que l'animal est plus masculinisé. Notons également que leur symétrie est beaucoup plus grande que celle des autres régions ; ce fait s'explique si l'on se rappelle que d'après GROBBEN (79) les glandes génitales ne se séparent en deux masses distinctes que postérieurement à la différenciation des appendices.

La taille des intersexués des trois ou quatre premières catég.

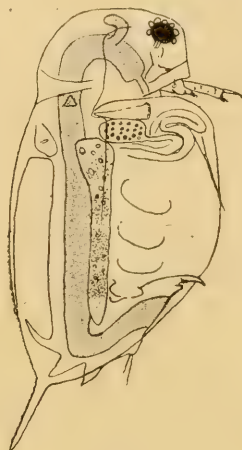


Fig. 18. — N° 37 (× 30).

Sous le muscle abducteur de l'antenne, se voit la glande antennaire triangulaire.

gories ne diffère pas de celle des femelles normales; elle se réduit ensuite d'autant plus que l'animal est plus masculinisé. Il est remarquable que, même lorsque la carapace est d'un type sexuel différent à droite et à gauche, on n'observe jamais de distorsion latérale comme chez certains insectes gynandromorphes. La taille est en effet conditionnée par le métabolisme général qui ne peut se concevoir qu'indivis et uniforme pour l'être tout entier.

III. — Morphologie des organes intersexués

On a vu, par les individus intersexués décrits au chapitre précédent, que les diverses régions du corps étaient modifiées indépendamment les unes des autres. L'étude particulière des organes aberrants va montrer que cette absence de corrélation se retrouve dans les plus petites parties.

Lorsqu'il s'agit d'examiner des détails très fins, il y a généralement avantage à employer pour l'étude, la mue qui reproduit fidèlement les moindres particularités de la morphologie externe. Malheureusement la grande transparence de la dépouille chitineuse est parfois gênante, surtout lorsqu'on désire, pour la conserver, monter celle-ci dans un médium plus réfringent que l'eau. On peut remédier à ce défaut par la coloration, pour laquelle nous avons établi une technique spéciale : La pièce à colorer est immergée pendant un quart d'heure dans une solution concentrée de sulfate ferrique. On rince à l'eau distillée, puis l'on fait agir une solution de pyrogallol dans l'eau distillée. L'objet prend rapidement une teinte bleue virant bientôt au brun foncé. On laisse une demi-heure dans le colorant et après avoir soigneusement lavé la mue dans l'eau distillée, on la monte dans la gélatine glycinée.

Par ce procédé, nous avons pu, en conservant les mues successives d'un même individu, garder l'image fidèle des stades de croissance d'un même organe (voir par exemple les trois mues *a*, *b*, *c*, de l'antennule du n° 201, fig. 19).

Antennules. — En raison de la grande divergence qu'ils présentent suivant le sexe et de la fréquence avec laquelle ils sont modifiés chez les intersexués, ces organes sont ceux dont l'étude est la plus démonstrative.

Rappelons brièvement leurs caractéristiques :

Antennule ♀ (fig. 1, a¹ et fig. 5, second plan) : petite, sub-cylindrique, lisse, immobile, dirigée vers le bas légèrement en



Fig. 19 — En haut, antennule dr. d'un ♂ normal de *D. atkinsoni* (× 150). J. ♀ n., antennules et rostre d'une jeune ♀ normale venant d'éclore. I et II, ant. gauche du n° 39^e à l'éclosion et après trois mues. a, b, c, trois stades de croissance de l'ant. dr. du n° 201^e d'après les 2^e, 3^e et 4^e mues (× 285).

avant, insérée sous le rostre ; soie sensitive latérale, à la base, près de l'insertion.

Antennule ♂ (fig. 2 et 19) : longue, cylindrique, avec région rétrécie près de l'extrémité distale, recouverte de lignes épineuses transversales, mobile, dirigée normalement en avant.

L'extrémité, légèrement dilatée, porte, en plus des bâtonnets, un flagellum biarticulé muni d'une sorte de brosse à son extrémité et la soie sensitive, latéralement, du côté externe.

L'ébauche antennulaire apparaît de bonne heure, peu après celle de l'antenne et avant tous les autres appendices. Par la suite, l'antennule présentera chez l'embryon et chez le jeune

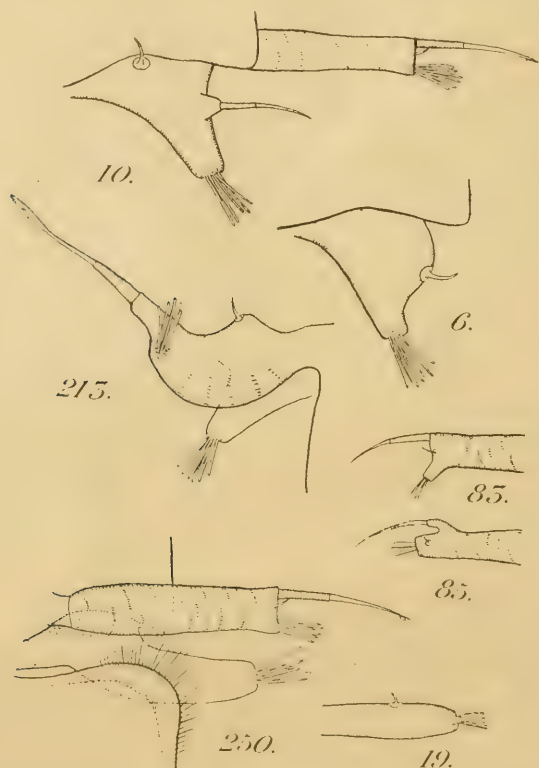


Fig. 20. — Antennules anormales : n° 6 et 10 (au second plan a' ♂ plus réduite) ($\times 200$); n° 213 (d'après la mue) et n° 250 ($\times 140$); n°s 19, 83 et 85 ($\times 100$).

une taille relativement plus grande que chez l'adulte. A la naissance, elle se montre constituée, chez la femelle, par un gros mamelon conique terminé par les bâtonnets; la soie sensitive, relativement grande et bien dégagée est très visible (J. ♂ n. fig. 19). Chez le ♂ venant d'éclore l'antennule est déjà

d'assez grande taille et permet de reconnaître facilement le sexe, mais elle a la même direction que celle de la ♀ et est dépourvue de flagellum. Ce n'est qu'à la 3^e ou 4^e mue qu'elle atteint son aspect normal. Le flagellum apparaît vers la 2^e mue sous la forme d'une petite protubérance.

On peut étudier une première série d'appendices intersexués reproduisant plus ou moins fidèlement les principaux stades de croissance de l'antennule mâle.

On voit fréquemment des antennules de type ♀ ayant à leur base une protubérance qui porte la soie et la ramène en avant

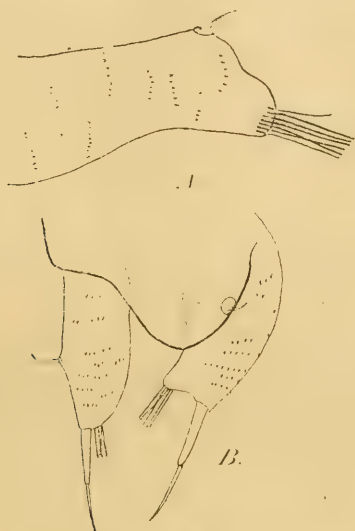


Fig. 21. — A, a¹ dr. du n° 240 ; B, 2 a¹ du n° 305 (d'après les mues) (× 490).

(n° 6, fig. 20, n° 257, a¹ g., fig. 6). Des antennules plus masculinisées présentent souvent ce type à l'état jeune (n° 39, 1, fig. 19). Une accentuation de cette disposition, rapprochant soie et bâtonnets, reproduit un type très voisin de l'antennule du jeune ♂ (n° 240, fig. 21). L'allongement de l'appendice, l'apparition de l'ornementation épineuse et du flagellum, conduisent par étapes à la réalisation typique de l'organe que possède le mâle adulte.

En dépit d'un développement normal, l'antennule ♂ des

intersexués peut garder l'immobilité et la direction de l'organe ♀ correspondant; l'immobilité est due alors, non à l'absence de musculature, mais à la rigidité et à la forme de l'insertion (voir par exemple n° 302, fig. 7 et n° 342, a¹ g., fig. 14). La soie sensitive peut occuper des places variables le long de l'antennule, indépendamment du stade de développement présenté par celle-ci (Ex. : n° 305, fig. 21 et n° 195, fig. 5). On trouve fréquemment des appendices courbés de diverses façons (Ex. : n° 257, a¹ dr., fig. 6 et n° 213, fig. 20) et dans ce cas la région convexe est exclusivement ou plus abondamment garnie d'épines, ce qui semble indiquer que la flexion provient d'un plus grand développement de la région plus masculinisée. Les bâtonnets ou le flagellum sont parfois portés par une sorte de diverticulum de l'antenne (n°s 83 et 85, fig. 20).

Le rostre où s'implantent ces antennules revêt souvent une forme intermédiaire; d'autres fois il est asymétrique, relevé et émoussé du côté où s'insère l'appendice mâle. On trouve néanmoins fréquemment des antennules ♂ insérées latéralement (n° 250, fig. 10 et 20) ou inférieurement (fig. 7) sur un rostre femelle.

Une seconde série montre que la présence du flagellum peut être indépendante des autres caractères mâles. Tandis que chez le mâle celui-ci n'apparaît que lorsque l'antennule a presque atteint sa forme définitive, il se montre chez de nombreux intersexués sur des appendices qui, par la forme et la taille, se rapportent au type femelle. Le flagellum est, dans ce cas, généralement issu d'une protubérance ou d'un diverticulum saillant de diverses régions de l'appendice (n° 10, fig. 20 et n°s 27, 192, 202, fig. 22). Certaines antennules, chez lesquelles la protubérance existe seule (fig. 22 à dr.) peuvent être considérées comme des formes de passage conduisant à la disposition précédente. Le flagellum apparaît toujours assez tardivement, parfois même après une première ponte.

De prime abord, il semble que l'on soit, dans ces derniers cas, en présence d'organes femelles évoluant secondairement vers le type mâle, mais les cas aberrants précédemment décrits et, mieux encore, l'ensemble de ce travail montrent qu'un appendice, pas plus qu'un individu, ne présente pas nécessairement, dans toutes ses parties, une évolution sexuelle

homogène et synchrone. Des antennules de ce type peuvent d'ailleurs se rencontrer chez des intersexués possédant, de l'autre côté, un appendice mâle typique (n° 10, fig. 20).

Quand on regarde quelques-uns des types d'antennules aber-

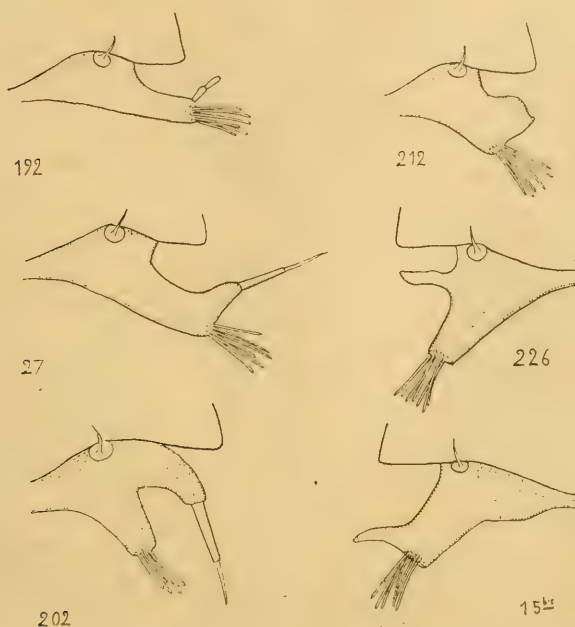


Fig. 22. — Antennules genre catég. I (à dr.) et catég. II type I (à g.) ($\times 200$).

rantes que nous figurons, on ne manque pas d'être frappé par la ressemblance qu'elles affectent avec certaines formes réalisées normalement chez d'autres espèces de Daphnides.

C'est ainsi que l'a¹ g. du n° 74 (fig. 33) reproduit le type d'a¹ ♂ de *D. pulex*; l'a¹ dr. n° 19 (fig. 21) est la copie de l'a¹ ♀ des *Moïna*; certaines antennules, dont la soie est reportée en avant (genre n° 6, fig. 20), rappellent des types d'a¹ ♀ de *Simocephalus* ou de *Scapholeberis*; l'a¹ g. n° 195 (fig. 5) présente une disposition analogue à celle de certaines a¹ ♂ de *Ceriodaphnia*. ASHWORTH (13, p. 316) avait déjà noté ce fait et y voyait une preuve de l'affinité génétique des genres. Ces ressemblances nous suggèrent une autre idée, à savoir l'existence de degrés

dans la différenciation sexuelle des divers genres ou espèces de la famille des Daphnides. Cette hypothèse n'a plus rien de choquant maintenant que l'on tend de plus en plus à voir dans le sexe une caractéristique capable de manifester des degrés, une notion non plus seulement qualitative mais quantitative. On sait par les expériences de RIDDLE (Pigeons à deux ovaires),

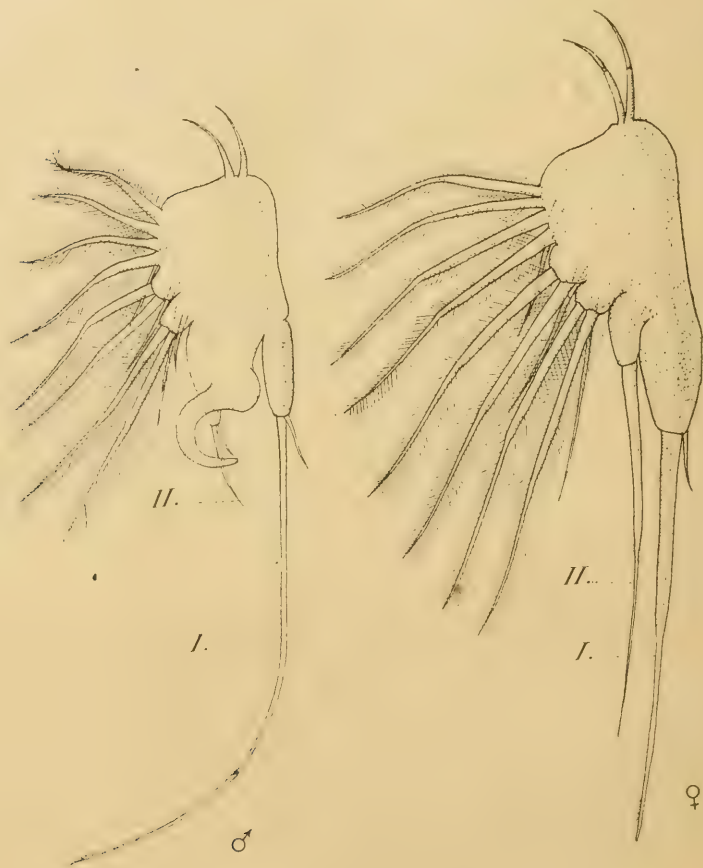


Fig. 23: — Premières pattes droites normales mâle et femelle (d'après la mue) ($\times 122$).

de STEINACH (hypermasculinisation d'un castrat consécutive à la greffe) et les observations de MORGAN (super-mâles d'*Unca* à deux grosses pinces) qu'il est même possible d'exalter les

caractères sexuels normaux d'un individu. Il est permis de voir dans les formes intersexuelles de *D. atkinsoni*, espèce à types sexuels très opposés, des étapes de différenciation morphologique auxquelles se sont arrêtés certains genres de Daphnides.

Pattes. — La constitution des pattes de la première paire est assez compliquée et demande à être schématisée. Un tronc cylindrique (fig. 23) porte, en plus de la lame branchiale externe, 12 soies principales réparties de la manière suivante : en haut, deux soies en forme de crochets servant, ainsi que les griffes du postabdomen, à débarrasser la région buccale des détritrus pouvant l'obstruer; latéralement 3 groupes de soies ciliées repliées vers l'intérieur : 4 soies partant directement du tronc puis deux groupes de deux, portées par une pièce basilaire. Derrière cette première rangée se trouve une autre comprenant 3 soies secondaires (4 chez le ♂) peu ou pas ciliées. Enfin, à la partie antéro-inférieure du tronc partent 2 soies importantes portées chacune par une région basilaire assez large et qui sont, l'une et l'autre, caractéristiques du sexe. Chez la ♀, les deux soies ne diffèrent guère que par la taille : l'antérieure (I, fig. 23) est la plus développée et présente à la base de son insertion une soie minuscule. Chez le ♂ la soie antérieure s'allonge considérablement et forme le fouet (I à g., fig. 23) sa partie basilaire est étroite et mobile. Par contre, la région d'où part l'autre soie (II à g., fig. 23) est fortement élargie et porte un crochet destiné à retenir la femelle lors de l'accouplement. Cette soie (II) est beaucoup plus courte que chez la ♀ mais, à côté d'elle, part une seconde soie assez réduite.

Chez le jeune ♂ le crochet est rudimentaire et les deux soies (I et II) ne diffèrent pas plus entre elles que chez la ♀.

C'est une disposition analogue que devraient présenter les intersexués si l'on admet qu'ils proviennent d'un revirement dans la dominance sexuelle (GOLDSCHMIDT). Effectivement plusieurs d'entre eux portent de tels appendices (n° 184, fig. 24) mais d'un seul côté, la symétrie étant exceptionnelle. A la vérité, la plupart des pattes intersexuées que nous avons examinées offrent des dispositions beaucoup plus complexes, de sorte que, là encore, on est forcé de reconnaître l'indépendance de variation des parties d'un même organe. Voici quelques exemples :



Fig. 24. — Première patte droite intersexuée du n° 184 (d'après la muc), (X 186).

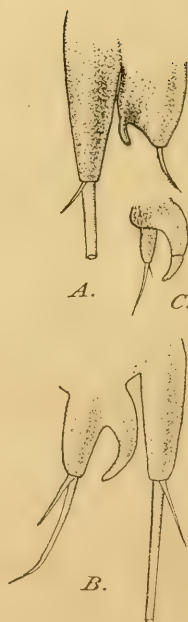


Fig. 25. — A, première patte g. inters. du n° 3; crochet à peine ébauché. — B, première patte dr. inters. du n° 251; crochet rudimentaire (X 122). — C, crochet anormal biarticulé de la patte dr. du n° 263 (X 100).

On observe fréquemment des pattes offrant le type ♂ mais sans crochet (n° 173, 175, fig. 17 côté droit, 181, 185, 269, 312, fig. 14 à g.), celui-ci est parfois représenté par un petit appendice (n° 3, fig. 25) ou demeure à l'état rudimentaire (n° 251, fig. 25). Lorsque le crochet manque totalement il n'est pas rare de voir la partie basilaire de la seconde soie se recourber en imitant la forme du crochet (n° 342, fig. 14 à g.).

Dans d'autres cas, on trouve au contraire un crochet bien développé sur des pattes munies d'un fouet court semblable à la soie ♀ (n° 243, fig. 9). Trois fois, nous avons pu constater sur un même animal, de part et d'autre, la présence des deux types (crochet sans fouet et fouet sans crochet), réalisant ainsi une inversion compensatrice de l'asymétrie (n° 94, 269, 312, fig. 14). Les pattes intersexuées peuvent porter 3 soies secondaires (type ♀) ou 4 (type ♂) indépendamment de leurs autres particularités.

Signalons également quelques cas bizarres : l'atrophie presque complète du fouet (n° 242) ou la flexion de sa base (n° 175 à g. fig. 17), la présence d'une articulation au milieu du crochet (n° 263, C, fig. 25).

Les pattes intersexuées peuvent faire pendant soit à des pattes normales ♂ ou ♀, soit à des appendices anormaux.

Carapace. — Elle offre très rarement le type ♂ normal chez les intersexués mais réalise presque toujours une disposition intermédiaire soit dans son contour, soit dans l'importance de sa ciliation. Les deux côtés varient indépendamment l'un de l'autre (n° 199, fig. 26). On observe parfois, sur les valves, des encoches (n° 175 à dr. fig. 17) qui sont peut-être imputables à leur formation intersexuelle.

Postabdomen. — On peut trouver tous les termes de passage entre le type ♀ et le type ♂, bien que ce dernier ne soit guère réalisé complètement que dans la IX^e catégorie. Le premier indice de masculinisation de cet organe est fourni par une interruption dans la ligne épineuse qui doit être continue chez la femelle ; dans ce cas, la région qui précède les griffes est fréquemment proéminente (n° 246, à g. fig. 27). On observe ensuite tous les intermédiaires entre la papille génitale de taille normale et son ébauche. Il faut noter que la présence de la papille n'implique nullement l'existence d'un canal déférent et que les

deux côtés du postabdomen varient indépendamment l'un de l'autre. Trois fois (nos 77, 161, 341, fig. 27), nous avons vu une papille minuscule occuper une place inaccoutumée sur le postabdomen ; de l'autre côté se trouvait une papille normale.

Les crochets abdominaux dorsaux, presque nuls chez le ♂



Fig. 26. — Mue de la carapace du no 199, type ♀ à dr., type interm. très masculinisé à g. ($\times 32$).



Fig. 27. — Parties terminales des postabdomens intersexués des nos 246 (en haut) et 341 (en bas), d'après les mues ($\times 400$).

(fig. 2) et très développés chez la ♀ (fig. 1), offrent des formes intermédiaires chez les intersexués très masculinisés (Ex. : nos 207, fig. 8 ; 250, fig. 10 ; 302, fig. 7 ; 342, fig. 14).

De l'étude détaillée des organes comme de celle des individus se dégage la même impression. Il n'y a pas de corrélation entre les variations sexuelles des diverses parties du corps.

IV. — Les glandes génitales des intersexués

Parmi les premiers auteurs ayant décrit des anomalies sexuelles chez les Cladocères, les uns se sont exclusivement attachés à la

description des formes extérieures, les autres se sont bornés à mentionner la présence de glandes normales : soit de deux ovaires, soit d'un ovaire d'un côté et d'un testicule de l'autre (KURZ, KUTTNER). BANTA, dans sa première note, a signalé brièvement l'existence de glandes mixtes dans la phrase suivante : « the same individual, even the same sex gland, may develop eggs and sperm at the same time or sperm at one time and eggs at another time » (16, p. 582).

Les nombreux individus que nous avons eu l'occasion d'examiner vont nous permettre d'apporter quelques précisions. Il est d'autant plus utile de spécifier, dans chaque cas, l'état des gonades que beaucoup de biologistes, s'appuyant sur la théorie des hormones, si fertile chez les vertébrés, s'obstinent à rechercher partout une relation causale entre les caractères primaires et les caractères secondaires.

Rappelons brièvement la constitution des gonades normales.

Le testicule jeune consiste en une masse allongée formée de cellules spermatogoniales et enveloppée dans une mince paroi membraneuse se terminant en canal déférent. A l'état adulte il est rempli de spermatozoïdes, courts bâtonnets de 4 à 5 μ de longueur et les spermatogonies ne forment qu'un revêtement de quelques couches à l'intérieur de la paroi. CHAMBERS (13) a montré comment les spermatogonies évoluent par « îlots » jusqu'au stade spermatozoïde. A ce moment, les îlots confluent pour ne plus former qu'une masse de sperme enrobant les spermatozoïdes libres.

A l'état jeune, l'ovaire ne se distingue guère du testicule, mais les cellules germinales ne tardent pas à se transformer en oocytes et en œufs. Sur une glande mûre, on voit qu'elles naissent uniquement de la région inférieure d'un *germarium* dont les cellules augmentent progressivement de taille en s'éloignant de leur point d'origine. Elles apparaissent par groupes de quatre ou *tétrades*, dont seule la troisième cellule en partant du *germarium* est destinée à donner un œuf après avoir absorbé les trois autres. Les œufs augmentent encore considérablement de volume en se remplissant de vitellus et de graisse et sont pondus quelques minutes après la mue. Ils se fraient un passage à travers les cellules du *germarium* puis s'engagent dans l'oviducte, formé par une couche de cellules épithéliales revêtue

intérieurement d'une mince paroi chitineuse. Vu l'exiguïté de l'orifice, les œufs sont en quelque sorte éjectés, les globules vitellins passant à la file comme les grains d'un sablier. Pendant la ponte, l'œuf revêt ainsi la forme d'un bissac pour prendre ensuite, dans la cavité incubatrice, celle d'un croissant, puis d'une sphère.

Nous avons déjà eu l'occasion d'indiquer, au chapitre II, que la grande majorité des individus intersexués possèdent des ovaires normaux. Un très petit nombre d'entre eux portent deux testicules (catég. IX). Nous avons rangé dans les catégories VII et VIII les animaux présentant soit deux glandes anormales soit un testicule et un ovotestis.

Un premier point à examiner est celui de la fécondité. Celle-ci ne semble nullement diminuée chez les animaux portant des anomalies légères, tels que ceux qui sont classés dans les trois ou quatre premières catégories ; mais il est remarquable que chez les individus des catégories suivantes, portant des ovaires d'apparence tout à fait normale et nourris copieusement, les pontes ne dépassent jamais un certain maximum notablement inférieur aux chiffres habituels. Ces œufs, pondus en petit nombre, éclosent généralement normalement mais, dans quelques cas, il y a un certain déchet, quelques-uns d'entre eux dégénérant à un stade plus ou moins avancé (voir les exemples cités au chapitre II, catég. VI).

Il nous a même été donné d'observer un embryon anormal fort curieux, déjà décrit par ailleurs (18). Il s'agissait d'une dissociation des blastomères, donnant à l'embryon l'apparence d'une petite morula dont chaque cellule serait munie d'une sorte de pseudopode à croissance rapide. Un phénomène d'osmose était probablement cause de ces productions bizarres.

Un degré de plus dans l'anomalie est marqué par la suppression de la ponte. Bien que l'ovaire soit rempli d'œufs mûrs, ceux-ci ne sont pas évacués après la mue, comme d'habitude, et après quelques mues stériles, on assiste à leur dégénérescence. Ils s'infiltrent de plus en plus de graisse, ce qui leur donne, en lumière réfléchie, une couleur blanchâtre analogue à celle des œufs de durée. L'impossibilité d'évacuer les œufs provient, le plus souvent, d'une malformation de la partie inférieure de l'ovaire qui porte parfois une ébauche de canal déférent.

Cette impossibilité de pondre, suivie de la dégénérescence des œufs, affecte généralement les deux ovaires mais dans quelques cas un seul côté est atteint (n° 214, voir Tableau II). Elle peut même succéder à une ponte effectuée normalement ; mais alors les œufs pondus sont en nombre très restreint et souvent avortent (Ex : n° 161 catég. VI : ov. dr. dégénère ; ov. g. pond 1 œuf d'où sort une ♀ puis s'infiltre de graisse et dégénère ; n° 237 catég. V : pond plusieurs œufs qui avortent puis, les ovaires dégénèrent).

Lorsqu'on pratique des coupes ⁽¹⁾ à travers ces glandes anormales on ne trouve parfois que des œufs, dont plusieurs dans un état plus ou moins avancé de dégénérescence, envahis par la graisse et réduits à leurs substances de réserve, mais, le plus souvent, on distingue des cellules germinales mâles : amas de spermatogonies ou de spermatocytes, îlots de spermatides ou de spermatozoïdes. Ceux-ci peuvent se rencontrer dans diverses régions de la gonade, entourés par les œufs ou leurs produits de dégénérescence.

Comment doit-on concevoir la formation et l'évolution de ces glandes mixtes ou ovo-testis ? L'observation sur le vivant ne peut apporter d'indications suffisantes et la méthode des coupes interdit de suivre l'évolution d'une gonade. Il faut donc se contenter d'interpréter les séries de coupes fournies par plusieurs individus. Il ressort de cette étude que, dans la majorité des cas tout au moins, les ovo-testis doivent être considérés comme des testicules dans lesquels des œufs se sont développés secondairement. Cette manière de voir est d'ailleurs en accord avec les enseignements de la morphologie externe qui montre qu'un développement orienté vers le sexe mâle a été, par la suite, enrayé et détourné de sa direction primitive par la prédominance de facteurs femelles ⁽²⁾. Notons que dans les glandes mixtes les éléments mâles s'arrêtent généralement à

(¹) La plupart de nos échantillons ont été fixés au Bouin alcoolique et colorés à l'hémalum-éosine ; tel est, en particulier, le cas des n° 83 bis, 284, 291 dont les coupes sont figurées ci-contre. D'autres exemplaires furent fixés au Flemming ou au Carnoy et colorés à l'hématoxyline au fer.

(²) Il est bien entendu que l'emploi des mots facteurs ou déterminant n'implique nullement l'adoption des théories particulières ; ce sont des mots commodes pour désigner la ou les causes qui déterminent l'apparition d'un sexe.

un stade jeune, spermatogonies, spermatocytes ou spermatides ; les spermatozoïdes libres sont rares

Voici quelques exemples illustrant les conclusions précédentes : Le n° 291 (voir chap. II, catég. VIII) semble, *in vivo*, avoir un testicule à droite, tandis que de l'autre côté on distingue une glande renfermant des œufs. La coupe de l'animal montre, en effet, à droite, un testicule demeuré à un stade jeune, rem-



Fig. 28. — Région moyenne du testicule droit du n° 291 montrant une jeune tétrade ($\times 600$).



Fig. 29. — Ovo-testis gauche du n° 284. Les œufs sont confinés dans la moitié supérieure ($\times 215$).

pli de spermatogonie, avec quelques régions dégénéréscentes et des infiltrations de graisse mais, vers le milieu de la longueur de la glande, on aperçoit, latéralement, 4 cellules volumineuses (fig. 28) constituant à n'en pas douter une tétrade jeune (rappelle ce que ZOGRAF (17) a trouvé chez *Apus*). L'autre glande

offre un aspect analogue, mais à un stade plus avancé : on distingue dans la région inférieure, refoulant les spermatogonies, une grosse tétrade et d'autres cellules femelles moins développées. Le n° 284 (fig. 15) possède, à droite, un testicule dépourvu de canal déférent, à développement retardé, rempli de spermatides (bâtonnets spermatiques encore inclus dans le noyau) et à gauche un ovo-testis typique (fig. 29). Contrairement au cas précédent, c'est ici la région inférieure qui contient les spermatogonies et les îlots de spermatides ; dans la région moyenne, on distingue des œufs en croissance, tandis que la partie supérieure est occupée par un œuf mûr, rempli de matières de réserve. Le n° 98 bis (voir catég. VIII) possède, à droite, un *ovo-testis* contenant dans la région médiane un certain nombre d'œufs parthénogénétiques et un œuf de durée en formation. Le reste de la gonade, terminée d'ailleurs par un canal déférent est rempli de spermatogonies et de spermatides. L'*ovo-testis* du n° 83 bis (catég. VIII) offre une structure analogue mais avec des îlots de spermatozoïdes libres (fig. 30). Le n° 99, presque mâle extérieurement, possède deux *ovo-testis* dans lesquels les œufs sont confinés dans la région médiane. Dans beaucoup de cas, la partie mâle est réduite à de minuscules îlots de spermatides.

Ces glandes mixtes sont parfois terminées par un canal déférent normal mais, le plus souvent, celui-ci se réduit à une



Fig. 30. — *Ovo-testis* droit du n° 83 bis. On distingue 3 îlots de spermatozoïdes (s) dans la moitié inférieure de la glande ($\times 252$).

ébauche plus ou moins importante. La glande peut même se terminer en cul-de-sac. Il n'y a d'ailleurs aucun rapport strict entre le développement du canal déférent et la constitution histologique de la gonade. Ex. : n° 258 : ovo-testis g. avec canal déférent, partie ♂ réduite à un ilot confiné à la partie inférieure ; ovo-testis droit analogue, mais sans canal déférent ; n° 284 : testicule droit à développement retardé, mais sans œufs, pas de canal déférent.

A la question des glandes génitales se rattache celle de la teneur en graisse.

On a insisté, ces derniers temps, sur la différence de métabolisme qui, en dehors des dissemblances morphologiques, permettrait de distinguer le mâle de la femelle. En particulier chez les Daphnies, G. SMITH (15) a souligné la différence qui existe, dans la teneur en graisse et en glycogène, entre les femelles parthénogénétiques d'une part et les éphippiales et les mâles d'autre part. Pour cet auteur, c'est en modifiant le métabolisme que les diverses conditions expérimentées par lui (température, accumulation [« crowding »]) agiraient sur la répartition des individus sexués. L'accumulation de glycogène déterminerait la reproduction parthénogénétique, tandis que la forte teneur en graisse serait en rapport avec la reproduction sexuée.

Si la quantité de glycogène, décelée par la réaction de l'iode ioduré, nous a paru différer fort peu dans les deux sexes, il n'en est pas de même pour la graisse. On peut constater facilement, même à l'œil nu, que dans des conditions nutritives semblables les mâles renferment des réserves adipeuses (généralement colorées en rouge-orangé) beaucoup plus considérables que celles des femelles parthénogénétiques. Mais ce fait ne dépendrait-il pas simplement du fonctionnement des ovaires, absorbant les graisses au fur et à mesure de leur assimilation ? Les observations suivantes nous semblent plaider en faveur de cette manière de voir.

1° Aucune différence n'est observée chez les animaux mal nourris, mais alors les femelles sont à peu près stériles. Dès que l'alimentation devient favorable, les mâles se chargent de corpuscules graisseux et les femelles pondent abondamment.

2° Lorsque des femelles sont accidentellement stériles, leur

corps est bourré de globules gras aussi abondamment que celui du mâle. C'était, en particulier, le cas chez des femelles ayant subi une sorte de castration parasitaire par infestation de microsporidies (probablement *Pleistophora acuta* Moniez).

3° Lorsqu'un seul ovaire ne fonctionne pas, la graisse est plus abondante de ce côté.

4° Le corps des gynandromorphes incapables de pondre est peu à peu envahi par la graisse. Celle-ci est, au contraire, en quantité normale lorsque les pontes se produisent régulièrement.

Il n'est pas étonnant que les femelles éphippiales, bien nourries, accumulent de la graisse, car la formation des deux œufs de durée absorbe nécessairement moins de graisse que celle de nombreux œufs parthénogénétiques.

On voit, par l'exposé de ces faits, sans qu'il soit nécessaire d'insister, que la teneur en graisse des gynandromorphes est en rapport, non avec le degré d'intersexualité totale, tel que le révèle la morphologie, mais avec la nature et le fonctionnement des glandes ⁽¹⁾.

(1) En expérimentant sur des animaux plus gros que les Gladocères, il y aurait de bien curieuses études à faire sur le métabolisme des intersexués et des gynandromorphes.

Il est remarquable que chez les Insectes, le sang de l'un des sexes est toxique pour l'autre. Chez un *Lymantria*, genre de Bombyciens ayant fourni un grand nombre d'anomalies sexuelles, le mélange des hémolymphes du mâle et de la femelle provoque un abondant précipité qui ne se produit pas lorsque celles-ci proviennent d'individus de même sexe (O. STECHE, *Zeit. indukt. Abstam. Vererb.*, VIII, 1912).

On peut admettre *a priori*, que les caractéristiques humorales des intersexués résultent du mélange ou, mieux, de l'interaction des produits de métabolisme propres au sexe mâle et au sexe femelle. Il s'agit, en tout cas, d'un milieu interne nouveau, différent, et il est très significatif qu'il ne provoque pas, sur la totalité des organes de l'individu anormal, des formes sexuelles également nouvelles, inédites, pour ainsi dire, mais coexiste avec une juxtaposition, soit de formes sexuelles normales, soit de formes intermédiaires réductibles à des formes normales à développement rudimentaire. De toute évidence, il n'y a pas de rapport étroit entre le métabolisme général, caractéristique indivise de l'animal, et les formes sexuelles opposées offertes par la morphologie.

Il résulte de ces considérations qu'il serait peut-être téméraire de s'autoriser de quelques expériences de morphogénie expérimentale pour attribuer la genèse des formes aux causes (hormones, harmonozones, substances chimiques, etc.) qui, parfois, déclenchent ou inhibent leur manifestation.

Dans les phénomènes de la sexualité, le métabolisme intracellulaire semble être plus intéressant à considérer que le métabolisme général révélé par l'étude du milieu intérieur.

V. — Les Ephippies des Intersexués

On sait que les Cladocères sont capables de pondre, non seulement des œufs parthénogénétiques à développement immédiat, mais encore des œufs à coque dure, ne se développant qu'après fécondation pour donner toujours des individus femelles. Ces « œufs de durée ⁽¹⁾ » improprement nommés parfois œufs d'hiver, résultent d'une ovogénèse spéciale. Chez les Daphnies, ils proviennent d'une tétrade dont la cellule œuf, régulièrement située au niveau de l'insertion de la cinquième patte, s'infiltre de fines gouttelettes graisseuses, ce qui lui donne une teinte grise en lumière directe et blanchâtre en lumière réfléchie. Cet œuf absorbe, non seulement les trois cellules nourricières de sa tétrade, mais toutes les autres tétrades de l'ovaire et finit par remplir complètement celui-ci.

Pour recevoir ces œufs, capables de supporter la gelée et la dessiccation, la cavité incubatrice se modifie de façon particulière de manière à leur constituer une sorte d'enveloppe protectrice ou *éphippie* qui se détache au moment de la mue. Il est d'autant plus utile de définir la constitution de cette éphippie que les ouvrages français en donnent généralement une description inexacte, la présentant comme un épaissement de la région *interne* de la carapace (voir, entre autres, RICHARD 95, p. 322). En réalité elle est formée par les régions *internes* et *externes* de la carapace correspondant à la cavité incubatrice. La partie externe est la plus modifiée (gaufnage, pigmentation, formation des loges); c'est elle qui donne à l'éphippie un aspect caractéristique pour chaque espèce.

La présence de l'éphippie apporte à la mue les modifications suivantes :

1° Celle-ci s'effectue *après* la ponte et non plus avant, ce qui aurait pour résultat de priver les œufs de leur enveloppe protectrice.

2° La fente dorsale par laquelle la Daphnie parthénogénétique se libère de sa dépouille chitineuse est remplacée par

(1) Cette expression, traduction littérale du mot allemand *Dauerei*, est généralement employée par les auteurs. Le terme d'œufs fécondables serait peut-être plus clair.

deux incisions internes et externes, contournant l'éphippie et destinées à la séparer du reste de la mue des valves qui se trouve ainsi réduite à deux pièces falciformes (fig. 31).

La partie interne de l'éphippie enveloppé les œufs peu après la ponte, mais les valves externes ne peuvent naturellement se refermer qu'après s'être dégagées de la carapace maternelle. Cette libération peut se produire grâce à la grande souplesse de la nouvelle carapace qui présente d'ailleurs, pendant quelque temps après, un aspect chiffonné caractéristique. Il est si



Fig. 31. — Ephippie légèrement anormale (échancrure inférieure) du n° 211.

La ligne pointillée rétablit le contour normal du gaufrage. En avant, mue de la valve droite ($\times 40$).

difficile de concevoir, *a priori*, le dégagement de la nouvelle carapace, pincée entre les œufs et les deux valves bosselées de l'éphippie, que l'on s'explique que F. A. SMITT (61) ait pu

mettre en doute les descriptions si précises de J. LUBBOCK (57).

L'éphippie de *D. atkinsoni* est très caractéristique. Elle comporte deux loges subtriangulaires inégales dont la plus petite est située à l'extrémité caudale. Elle est surmontée par une pièce cordiforme découpée dans la mue céphalique (voir § I, p. 14) très caractéristique de l'espèce (fig. 31).

Dès nos premières trouvailles, nous nous étions demandé si les femelles manifestant des caractères mâles seraient capables de produire des œufs de durée et de former des éphippies. Ce



Fig. 32. — Côtés droit et gauche du n° 45 ($\times 31$).

point n'était pas encore élucidé par les auteurs. Les 30^e et 35^e gynandromorphes nous permirent de trancher la question par l'affirmative. Ces individus portaient des éphippies tout à fait normales, mais l'on pouvait se demander si cela ne provenait pas de leur faible masculinisation.

Par la suite, nous avons pu étudier un grand nombre d'éphippies portées par des animaux, souvent très masculinisés, et constater qu'elles présentent presque toujours des anomalies d'importances diverses. La plus fréquente de celles-ci consiste dans une échancrure plus ou moins prononcée de la région inférieure, intéressant soit les deux côtés, soit un seul (8 cas,

voir échancrure très faible fig. 31). Cette anomalie peut s'ajouter à d'autres plus importantes (n° 45 (fig. 32, n° 96, n° 170).

Fréquemment, les loges sont réduites en nombre (n° 45, côté

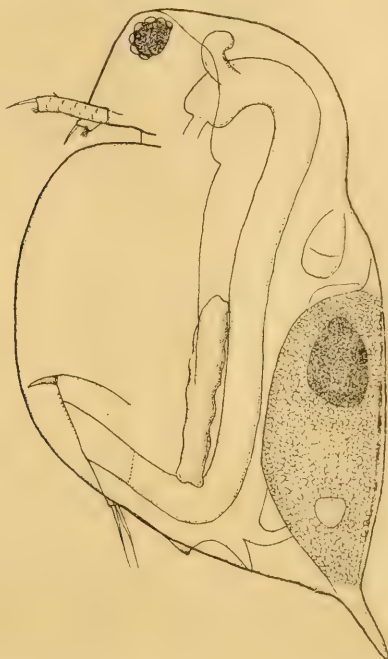


Fig. 33. — N° 74 (catég. III). Côté g. de la loge inférieure réduit et non pigmenté ($\times 38$).

dr., fig. 32) ou en étendue (n° 74 (fig. 33), loge infér. g. réduite et non pigmentée) et peuvent même disparaître (n° 258, fig. 13) et le gaufrage ne se montre que par plages irrégulières (n° 273 g., fig. 12). Parfois, principalement lorsque le dessin de l'éphippie est rudimentaire, la mue ne s'effectue pas suivant le type éphippial décrit plus haut mais avec la fente dorsale habituelle.

Les éphippies anormales sont presque toujours asymétriques et il est intéressant d'examiner le rapport qui peut exister entre leurs aberrations et celles du reste du corps. D'une façon générale, les éphippies les plus anormales se rencontrent sur les individus rangés dans les catégories VI et VII, mais contrairement à ce que l'on pourrait prévoir, ce n'est pas nécessairement du côté le plus masculinisé que les anomalies éphippiales sont

le plus prononcées. L'indépendance des parties, déjà reconnue à propos des autres organes, se manifeste d'autant plus dans le cas présent que l'activité des gonades joue certainement un rôle dans la construction des éphippies. En effet, celles-ci n'apparaissent que lorsqu'un œuf de durée se forme dans l'ovaire et il est possible qu'une gonade anormale sécrète des produits hormonaux capables de nuire à leur formation. Il est néanmoins certain que la forme de l'éphippie est, avant tout, déterminée par une sorte de structure latente de la carapace, ainsi qu'il résulte des observations suivantes : n° 45 (fig. 32), l'éphippie est échancrée des deux côtés et ne possède qu'une loge, l'inférieure, du côté le plus masculinisé. Pourtant, des œufs de durée bien formés et égaux se trouvent dans les ovaires. Ceux-ci sont normaux et ont donné précédemment des œufs parthénogénétiques

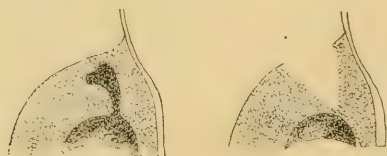


Fig. 34. — Région supérieure g. des 1^{re} et 3^e éphippies du n° 84 ($\times 44$).

en assez grand nombre (voir plus loin chap. VII, tableau I). Le n° 48, catég. IV, faiblement masculinisé à gauche, forme, après 6 pontes parthénogénétiques normales, 3 éphippies, *toutes* légèrement échancrées inférieurement des deux côtés, puis trois autres pontes normales. Le n° 87, catég. VI, après deux pontes mixtes (σ , ϕ et inters.) porte une éphippie normale à gauche, mais échancrée inférieurement à droite (côté le plus masculinisé). L'animal forme encore deux éphippies qui, bien que séparées de la précédente par une ponte parthénogénétique, présentent la même anomalie. Le cas du n° 84, catég. V, est plus complexe : des trois éphippies successivement formées, la seconde était normale, tandis que la première et la troisième offraient, à gauche (côté légèrement plus masculinisé), des anomalies différentes mais intéressant la même région (fig. 34). Dans les trois cas, l'œuf de durée, à peine ébauché, faisait place à une ovogénèse parthénogénétique, et avant la troisième éphippie trois œufs (dont deux avortèrent) furent pondus.

Dans les exemples précédents, l'anomalie éphippiale affecte le côté le plus masculinisé ; il n'en est plus de même dans les suivants :

N° 130 : à dr. : a¹, patte et carap. ♀, pap. gén., 3 œufs blanchâtres dans l'ovaire (œufs de durée?), éphippie sans loge ; à g. : a¹, patte, carap. ♂, pas de pap. gén., ovaire d'abord peu visible, se remplit par la suite d'œufs qui dégénèrent, éphippie normale à 2 loges. Le n° 170, catég. V, porte une éphippie ayant deux loges du côté le plus masculinisé et une loge de l'autre. N° 272, catég. IV, à dr. : a¹ ♂, ♀ pour le reste, pas de loge de ce côté de l'éphippie ; à g. : a¹ interméd. : carap. très légèr. masculinisée, 2 loges à l'éphippie ; deux ovaires identiques de part et d'autre. N° 258, catég. VII (fig. 13), ovo-testis de chaque côté mais région spermatique plus étendue à g. ; asymétrie inversée ; éphippie sans loge des deux côtés. N° 273, catég. VII (fig. 12), masculinisation très forte, un peu supérieure à g. ; 2 ovo-testis ; celui de g. contient un îlot de sperme dans la région inférieure, deux œufs parthénogénétiques mûrs et un œuf de durée en formation ; celui de droite n'a pu être étudié en entier mais semble contenir également un œuf de durée en plus des œufs parthénogénétiques et des îlots de sperme ; éphippie anormale un peu plus rudimentaire à gauche.

Il semble que, de tous ces faits, on peut conclure que, si la forme que peut présenter l'éphippie dépend de la morphologie de l'animal, sa production plus ou moins complète est sous l'influence des gonades. C'est d'ailleurs le seul cas où l'on soit autorisé à mettre en cause une action hormonique dans la structure des intersexués ⁽¹⁾.

Il arrive fréquemment que l'œuf de durée, avant, ou même après son développement complet, est absorbé par des œufs parthénogénétiques qui, peu à peu se substituent à lui et il peut même se produire qu'après la formation d'un premier œuf et la libération d'une éphippie vide, il en apparaisse un second qui repousse le premier. On peut trouver ainsi, dans le même ovaire,

(1) Le cas des éphippies n'est pas le seul où l'on puisse, chez les Invertébrés, soupçonner l'influence d'une hormone. Celle-ci paraît se manifester chez les Lombrics (SOLLAS 1911 et HARMS 1912), chez des Mollusques (*Crepidula*, GOULD 1917), chez des Planaires (A. VANDEL, *C. R. Ac. Sc.* 1920). Certains changements de tropisme en rapport avec l'activité des gonades (vol nuptial, etc.) sont aussi probablement sous la dépendance de sécrétions internes.

trois œufs de durée reconnaissables à leur aspect blanchâtre en lumière réfléchi. Il est même possible de voir deux œufs de durée s'ébaucher en même temps dans un ovaire, mais l'un des deux disparaît alors assez vite.

On sait que, dans une population de Cladocères, l'apparition des mâles est presque toujours accompagnée par la formation d'éphippies chez certaines femelles ; on peut donc se demander si les femelles masculinisées ne sont pas prédisposées à porter des éphippies, réalisant ainsi les deux formes gamogénétiques sur un même individu. Il semble bien, d'après certaines observations, qu'il en soit effectivement ainsi.

Le 9 octobre 1919 nous trouvons, au cours de prélèvements dans une culture, 19 ♀ adultes normales sans éphippie, 2 ♂ et 7 inters. dont 3 éphippiales. Le 16 mars 1920, 10 ♀ norm. dont 1 à éphippie et 2 inters. dont 1 à éphippie et le 23 de ce même mois 34 ♀ norm. dont 2 à éphippie et 4 inters. dont 2 à éphippie, ce qui donne au total pour les ♀ norm. : $\frac{3E}{64}$ et pour les inters. : $\frac{3E}{6}$, proportion tout à fait remarquable. L'examen des portées peut fournir des exemples analogues : dans une portée de 10 (3 ♀ et 3 intersexués) seul l'intersexué 288 (catég. VII) porte une éphippie d'ailleurs anormale ; sur une ponte de 12 ♀ et 2 intersexués, seul l'intersexué 219, le plus masculinisé, porte une éphippie.

Ces faits mettent en lumière la prépondérance des facteurs internes dans la production des œufs de durée et des éphippies.

Il faut, enfin, remarquer que les intersexués porteurs d'éphippie ne se répartissent pas également dans les diverses catégories que nous avons établies, mais se rencontrent dans les proportions suivantes :

Cat. I $\frac{0}{62}$, II $\frac{1}{33}$, III $\frac{4}{53}$, IV $\frac{3}{41}$, V $\frac{6}{36}$, VI $\frac{3}{24}$, VII $\frac{8}{42}$, VIII $\frac{1}{48}$ (1)
soit : 0 0/0 3 0/0 7,2 0/0 7,3 0/0 16,60/0 12,50/0 19 0/0 5,5 0/0

Ces chiffres, assez faibles, n'ont que la valeur d'une simple indication, mais il est intéressant de constater qu'ils confirment

(1) Il s'agissait d'une trace, très légère, de formation éphippiale. Il est évident que lorsque la masculinisation est poussée aussi loin que chez les individus de la VIII^e catégorie elle devient un obstacle à la production des éphippies.

le rapport, déjà soupçonné, entre le haut degré de masculinisation et l'aptitude à former des éphippies.

Dans un seul cas, il nous a été possible de constater la fécondation d'un intersexué éphippial (n° 35, catég. IV). Des œufs de durée sortirent deux femelles qui malheureusement ne vécurent que très peu de temps.

Un des principaux intérêts de l'étude des éphippies anormales est qu'elle met en évidence l'existence d'une constitution intersexuelle dans des régions habituellement dépourvues de caractéristiques sexuelles morphologiques.

La nature sexuelle d'une partie du corps ne peut, en effet, être définie que là où elle se manifeste par des aspects nettement différents, mais, même sur les territoires morphologiquement neutres, toute cellule possède une sexualité virtuelle. C'est un de ces états latents que la formation d'un œuf de durée révèle en provoquant l'apparition d'une éphippie. Celle-ci est normale si la région où elle se constitue est purement femelle ; dans le cas contraire, l'intersexualité se manifeste par des anomalies.

VI. — Régénération des antennes

On sait, par les expériences de PRZIBRAM (99) et de KUTTNER (13), que les branches des antennes rameuses des Cladocères ne régénèrent pas après sectionnement mais que le moignon du membre se garnit bientôt de soies ciliées semblables à celles que la mutilation a fait perdre. Celles-ci repoussent, d'ailleurs, en nombre variable. Nous avons souvent eu l'occasion de vérifier le fait. Le nombre des soies apparaissant après la mutilation est en effet irrégulier, fréquemment plus grand que la normale, mais il semble y avoir parfois une sorte de compensation entre les deux branches. C'est ainsi que nous avons pu observer, après sectionnement, respectivement 8 et 1 soies, réalisant ensemble le même total 9 (5 et 4) que sur les branches normales. Une antenne, naturellement anormale, présentait un exemple de compensation analogue : la branche antérieure possédait deux articles au lieu de trois ; or le segment inférieur, tenant la place des deux articles manquants, normalement

munis chacun d'une soie distale, portait, à son extrémité, deux soies au lieu d'une.

Ayant refait des expériences semblables sur les antennules des mâles, nous avons constaté une régénération très nette de ces organes, à condition de ne pas pratiquer la section trop près du point d'insertion. Le membre mutilé reprend sa longueur primitive mais en s'amincissant; à son extrémité, apparaît un nouveau flagellum, parfois même, un second, surnuméraire, par contre la soie sensitive et les bâtonnets, en rapport avec les ganglions nerveux supprimés par la mutilation, ne se régénèrent pas plus que ceux-ci.

Il était intéressant de tenter la même expérience sur des

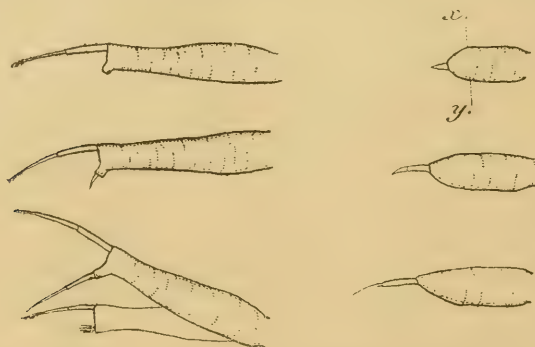


Fig. 35. — A droite : trois stades de régénération de l'antennule droite du n° 67; l'a', du type ♂, a été sectionnée suivant $x\ y$; l'a' gauche, non figurée, est du type ♀.

A gauche : trois stades de croissance d'un second flagellum sur l'antennule gauche du n° 100, sectionnée et régénérée comme la précédente. L'a' dr. est du type ♂ ($\times 75$).

intersexués munis d'antennules mâles. Nous avons pu la réussir deux fois dans de bonnes conditions (sur les n°s 67 et 100). La régénération se produit de façon absolument semblable, dans les moindres détails, qu'il s'agisse d'un mâle normal ou d'un intersexué; dans le second cas (fig. 35 à gauche) il y a même eu formation d'un deuxième flagellum. Les deux animaux opérés ont formé des œufs dans leurs gonades, mais celles-ci devaient être anormales car la ponte n'a pas eu lieu. Ces individus moururent sans pouvoir être fixés et coupés. Ils offraient une masculinisation assez accentuée (cat. VII).

Ces expériences montrent que la régénération ne dépend que de la nature de l'organe sectionné et que la sexualité générale de l'individu, ainsi que la nature des gamètes produits sont sans influence sur elle. Elles confirment celles de S. KOPEC (13) démontrant l'indépendance de la régénération des antennes des Lépidoptères vis-à-vis des gonades.

VII. — Héritéité des anomalies intersexuelles

Lorsqu'un caractère nouveau se montre chez un être vivant il y a lieu de rechercher l'importance relative des facteurs internes et externes. L'anomalie est elle due à l'action momentanée du milieu ou se transmet-elle avec une indépendance plus ou moins grande vis-à-vis des influences extérieures?

Parmi les auteurs ayant signalé des aberrations sexuelles chez les Cladocères, seuls KUTTNER et BANTA se sont préoccupés d'en étudier la transmission héréditaire.

O. KUTTNER a examiné avec soin, pendant quatre générations, les portées successives d'une *Daphnia pulex* et a conclu que la proportion de mâles et de gynandromorphes est, à chaque génération, de 25 0/0, chiffre faisant prévoir une loi de « mécanique héréditaire ». Ces conclusions sont inacceptables, car la proportion variant considérablement d'une portée à l'autre les chiffres se modifient fortement suivant le nombre de portées examinées ; de plus, il n'y a aucune raison de joindre les mâles normaux aux intersexués.

BANTA a suivi un nombre de générations plus important chez *Simocephalus vetulus* et *Daphnia longispina* et apporte des résultats intéressants. Il constate, comme nous avons pu le faire, que les intersexués très modifiés sont souvent stériles, les œufs se désagrégant avant d'être pondus ou avortant après la ponte. D'après cet auteur, le pourcentage d'intersexués produits par chaque femelle ne varierait, d'une portée à l'autre, que dans des limites étroites et serait en rapport direct avec la masculinisation de la mère. Ces dernières assertions ne concordent pas, d'ailleurs, avec les résultats que nous avons obtenus.

Nos premiers gynandromorphes ont été trouvés au cours de

prélèvements pratiqués dans des élevages en commun. Sans abandonner cette méthode, qui présente quelques avantages, nous avons isolé des individus et suivi leur descendance pendant un certain nombre de générations, afin d'étudier les modalités de la transmission héréditaire de l'intersexualité.

Elever des Daphnies en masse, dans de grands bocaux, ne présente pas de difficulté. Il suffit de garnir ceux-ci d'eau, de petits morceaux de bouse de vache et de quelques tiges de végétaux (*Fontinalis* ou *Hyssopus*) destinées à assurer l'aération. Lorsque l'eau a acquis une teinte jaunâtre, on y introduit les animaux qui y prospèrent et se multiplient pendant des mois sans qu'il soit nécessaire de rien ajouter. Mais un pareil procédé n'est pas applicable aux cultures d'animaux isolés dans des récipients de petite dimension, tels que les tubes à essai utilisés dans nos élevages. Il faut, dans ce cas, recourir aux algues monocellulaires qui constituent, pour les Daphnies, un aliment de choix. Nous avons tour à tour employé des *Scenedesmus*, des *Chlorella* et des *Selenastrum minutum*. Ces algues prospèrent parfois dans des récipients d'eau de source abandonnés à la lumière, mais il est préférable de leur fournir un milieu de culture approprié. Les solutions de CHODAT et surtout celle de MIQUEL (voir le *Diatomiste* n° 9, juin 1892) telle qu'elle fut employée par THOMSON et G. SMITH (14) (1) pour la culture des Euglènes, nous ont donné de bons résultats.

Voici quelle était notre façon d'opérer pour suivre la descendance des Daphnies. Les animaux en observation, placés dans des tubes numérotés, étaient examinés chaque jour. Dès qu'une éclosion était constatée, la mère était transférée dans un nouveau tube approvisionné d'algues et sa progéniture n'était examinée que quelques jours après, lorsque le développement des individus permettait un examen suffisamment instructif de leurs caractères sexuels (4 à 10 jours, suivant la température). D'après l'intérêt qu'ils présentaient, les jeunes étaient ensuite jetés ou laissés en observation dans de nouveaux tubes.

Le 13 février 1919, une première Daphnie normale est isolée (N1). Elle donne en 6 pontes 119 ♀ et 24 ♂ normaux; la

(1) THOMSON et SMITH. On the nutritive conditions determining the growth of certain Fresh-water and soil Protista (*Proced. Royal Soc.*, Sér. B, LXXXVIII, 1914).

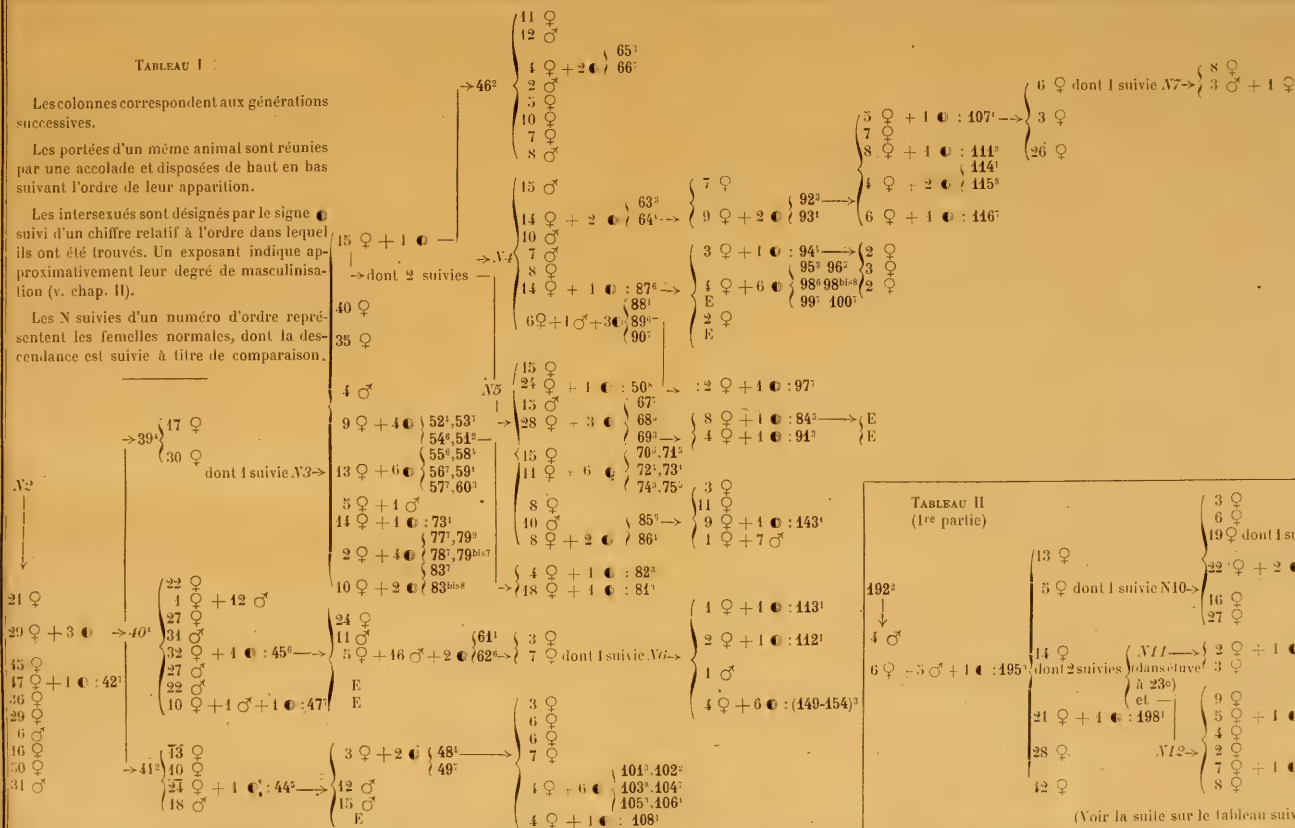
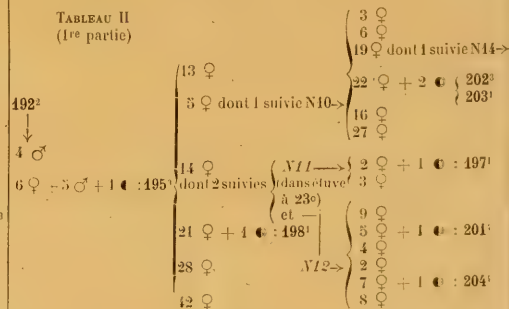
TABLEAU I :

Les colonnes correspondent aux générations successives.

Les portées d'un même animal sont réunies par une accolade et disposées de haut en bas suivant l'ordre de leur apparition.

Les intersexués sont désignés par le signe $\bullet$ suivi d'un chiffre relatif à l'ordre dans lequel ils ont été trouvés. Un exposant indique approximativement leur degré de masculinisation (v. chap. II).

Les N suivies d'un numéro d'ordre représentent les femelles normales, dont la descendance est suivie à titre de comparaison.

TABLEAU II
(1^{re} partie)

(Voir la suite sur le tableau suivant)

TABLEAU II
(2^e partie)

N14

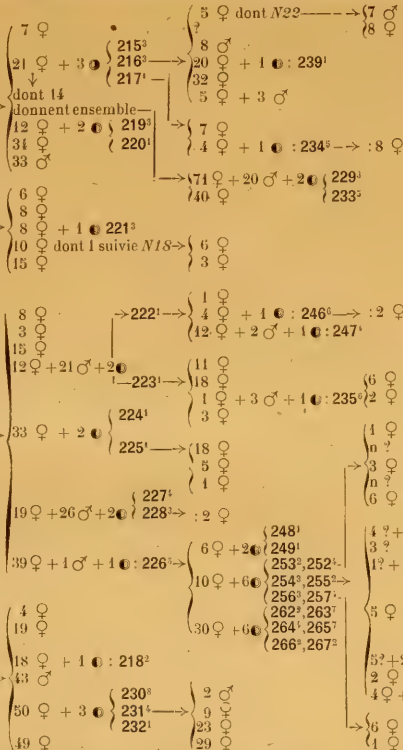
10
17
25
23
10
+ 1 ♂ : 212¹
dont N 15 —
+ 1 ♂ : 213³
—
dont 2 suivies—

11 ♀ + 1 ♂
13 ♀

214⁵

V. à dr. du tableau

N17

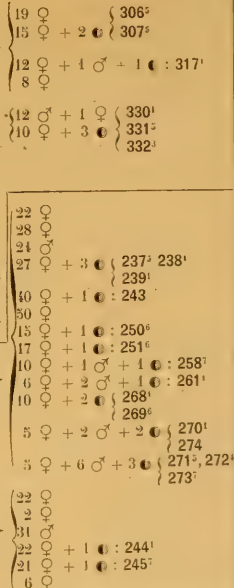


1 ♂ : 275²
2 ♀
20 ♀ + 3 ♂
9 ♀ + 3 ♂
7 ♀ + 3 ♂
—
→ 276¹
277³
278³
—
→ 295¹ 282¹
283² → { 5 ♀ + 1 ♂ : 298¹
311⁴ 312¹
15 ♀ + 5 ♂ : 313¹ 314⁷ 315¹
1 ♀ + 1 ♂ : 319²
3 ♀ + 2 ♂ : 333³
3 ♀ + 2 ♂ : 334³

13 ♀ + 1 ♂ : 299¹
2 ♀ + 1 ♀ + 2 ♂ : 279¹
280¹ → { 12 ♀ + 1 ♂ : 330¹
10 ♀ + 3 ♂ : 331²
332¹
—
→ 5 ♀ + 1 ♂ : 298¹
311⁴ 312¹
15 ♀ + 5 ♂ : 313¹ 314⁷ 315¹
1 ♀ + 1 ♂ : 319²
3 ♀ + 2 ♂ : 333³
3 ♀ + 2 ♂ : 334³

214⁵
↓
(vient de N14)
5 ♀
1 ♀ (sur 4 œufs)
4 ♀ (sur 5 œufs)
dont 2 suivies N20 →
3 ♀ + 1 ♂ : 240² ↓
œufs avortent

N19



lignée n'est pas suivie. Une autre (N2) mise en observation le 24 fournit dès la 2^e portée trois gynandromorphes (39, 40, 41) dont la descendance est suivie jusqu'à la fin de juillet. Les résultats sont donnés dans le tableau I. Les numéros en caractères gras désignent les intersexués (●) dont le degré de masculinisation est indiqué par un exposant (voir chap. II). Les chiffres précédés d'un N représentent les Daphnies normales dont, à titre de comparaison, nous avons suivi la descendance.

Le 21 novembre de la même année, nous recommençons une étude analogue en prenant pour point de départ l'intersexué 192² (flagellum à l'extrémité de l'ant. ♀ dr, fig. 22). Les résultats suivis jusqu'à fin juillet 1920, sont consignés dans le tableau II.

La méthode des prélèvements périodiques dans des cultures en masse peut compléter les données fournies par les généalogies précédentes. Elle fut pratiquée avec plus ou moins de suite, pendant 6 ans, depuis avril 1913. Quoique beaucoup moins précise et moins instructive que la précédente, elle présente quelques avantages. La sélection qui peut fausser les résultats dans les élevages pedigree, est mise, ici, hors de cause puisque les Daphnies examinées ne sont pas remises dans le bocal (quelques femelles *normales* ont été exceptionnellement remises lorsque la culture, réduite à un trop petit nombre d'individus, menaçait de périr). De plus, les conditions alimentaires variaient peu et restaient les mêmes pour tous les occupants d'un même bocal. Elles étaient presque toujours fort médiocres, ainsi que l'attestait le nombre modéré d'embryons contenus dans la cavité incubatrice (0-6).

Il serait fastidieux de noter ici les résultats détaillés des nombreux prélèvements opérés. Il nous suffira d'en tirer les conclusions générales.

La proportion des intersexués est d'environ 10 0/0, double de celle des mâles (population du Bocal C, suivie d'avril 1919 à octobre 1920 : 821 ♀ normales, 84 inters., 40 ♂. La proportion de mâles était encore plus faible dans le bocal A où les conditions alimentaires étaient plus défectueuses). Il faut noter, qu'en raison de leur nourriture spéciale et de l'accumulation des produits d'excrétion, les occupants de ces cultures en commun avaient presque toujours le saccule de la glande du test et la

glande antennaire rudimentaire ⁽¹⁾ (fig. 1 et 2, g.) colorés en jaune.

On peut trouver des intersexués à toutes les époques de l'année, mais, la proportion est maxima en été et en automne : juin, juillet, septembre, octobre (les documents manquent pour août) tandis qu'elle est très faible en hiver (décembre, janvier, février).

L'examen des tableaux précédents donne l'impression d'une irrégularité complète dans la transmission héréditaire de l'intersexualité et il est évident qu'aucune loi précise ne peut être formulée. Il est néanmoins possible de faire les constatations suivantes :

1° Les portées ne comprenant pas de femelles ne renferment pas d'intersexués, la multiplication étant alors nettement orientée vers la production des mâles.

2° Celles qui comprennent une forte majorité de mâles sont généralement dans le même cas (voir tableau I : 12 ♂ + 1 ♀, 7 ♂ + 1 ♀, 21 ♂ + 1 ♀).

3° Les portées mixtes ne rentrant pas dans le cas précédent, comportent presque toujours des intersexués. Ex. : tableau I, 4 portées sur 3 ; tableau II, 14 sur 16. Ces portées constituent un indice de labilité dans le déterminisme du sexe, état favorable à l'apparition de l'intersexualité.

4° Les intersexués apparaissent bien plus fréquemment que les mâles quoique ces derniers soient, dans l'ensemble, beaucoup plus nombreux ; autrement dit, ceux-ci se répartissent sur un plus petit nombre de portées. Ex. : tableau I : 83 ● répartis sur 41 portées et 313 ♂ sur 24 portées ; tabl. II : 104 ● en 36 p. et 264 ♂ en 26 portées.

Cette plus grande abondance des mâles ne se constate que chez les Daphnies, bien nourries, de nos élevages pedigree ⁽²⁾. Dans les cultures en masse, où les conditions alimentaires étaient assez mauvaises, les intersexués étaient bien plus nombreux que les mâles (voir plus haut). Ces observations contredi-

⁽¹⁾ Ainsi que nous l'avons déjà signalé (18) *D. atkinsoni* (♀ et ♂) possède la curieuse glande antennaire déjà mentionnée par quelques auteurs chez *D. magna* et *Simocephalus vetulus*.

⁽²⁾ Une alimentation très copieuse semble également favoriser la parthénogénèse. Les portées numériquement les plus importantes ne comportent généralement que des femelles. C'est une question de degré.

sent les théories, jadis classiques sur l'influence favorable de la disette sur l'apparition des mâles, théories que le nombre élevé de mâles (31,43) renfermés dans quelques portées suffirait à infirmer.

5° Dans une même lignée, la proportion d'intersexués n'est pas plus forte dans la descendance des animaux anormaux que dans celle des Daphnies normales, sœurs d'intersexués ou appartenant à des portées entièrement normales. L'hérédité peut ainsi sauter une ou plusieurs générations. Ex. : tableau I : le n° 39¹ donne 17 puis 30 ♀, une de celles-ci N3 donne à son tour 15 ♀ normales et 1 ♂ : 46² ; celui-ci fournit en 8 portées 37 ♀, 22 ♂ et 2 ♂ tandis que deux des 15 sœurs normales donnent respectivement N4 : 42 ♀, 33 ♂, 6 ♂ en 7 portées et N5 : 109 ♀, 25 ♂ et 12 ♂ en 9 portées. La proportion d'intersexués est ici plus forte dans la progéniture des femelles normales.

6° Les intersexués très masculinisés ont des pontes réduites (parfois nulles), mais leur descendance ne comporte pas, nécessairement, plus d'anormaux que celle des Daphnies normales ou faiblement masculinisées.

A la vérité, certains faits sembleraient confirmer les assertions de BANTA (18 p. 377) relatives à la production plus abondante de mâles et d'intersexués par les femelles plus masculinisées, mais un examen attentif de nos tableaux montrera que les exceptions sont trop nombreuses pour qu'il soit possible de généraliser.

Exemples : Tableau I : n° 45⁶ (fig. 32) donne 27 ♂ et 2 ♂ contre 29 ♀ et 44⁵, 27 ♂ et 2 ♂ pour 3 ♀. Ces deux animaux, qui finissent d'ailleurs par former des éphippies, se comportent conformément à la règle formulée par BANTA, mais il faut remarquer que N6 (normale) donne 6 ♂ et 8 ♂ contre 7 ♀ et 40¹ 93 ♂ et 2 ♂ contre 92 ♀. N3 donne des résultats encore plus curieux. Les 4 premières portées fournissent seulement 4 ♂ et 1 ♂ pour 90 ♀ tandis que les 6 dernières donnent 1 ♂ et 17 ♂ contre 53 ♀. Ce dernier exemple montre que la masculinisation de la mère n'est pas la condition principale de l'apparition des intersexués.

Le tableau II fournit des faits analogues : n° 226³ (trois organes masculinisés, mais faiblement, voir ant. fig. 22) donne

14 ♂ pour 46 ♀, mais N25 produit 7 ♂ et 1 ♂ contre 23 ♀. 214², dont un seul ovaire fonctionne (plus masculinisé que 226), ne donne qu'un ♂ pour 17 ♀ (en 3 portées). Les 3 premières portées de N16 ne comportent que des ♀ et les 4 dernières renferment de nombreux ♂ et 7 ♂, etc.

7° La proportion d'intersexués apparaissant à chaque portée est fort variable (de $\frac{4}{6}$ à $\frac{1}{48}$). Elle est, d'une façon générale, plus considérable dans les portées réduites que dans les portées renfermant un grand nombre d'individus. La nutrition abondante n'est donc pas favorable à la production de l'intersexualité. Aucune portée ne comprend plus de 6 intersexués.

8° Les individus provenant de la même mère, voire de la même portée, ne présentent pas nécessairement des anomalies de même degré ou de même nature.

Quelles conclusions pouvons-nous tirer de ces constatations ?

L'aptitude à la production de formes intersexuées fait partie du patrimoine héréditaire d'une lignée, dans laquelle elle apparaît à la façon d'une mutation. Elle paraît se maintenir sans modification d'ensemble au cours des générations successives. Elle est plus ou moins accusée suivant la lignée étudiée (¹), mais, dans une progéniture donnée, sa manifestation est indépendante des anomalies constatées chez la mère.

La formation des intersexués est liée à la gamogénèse (fréquence dans les portées mixtes, rareté des ♂ et des ♂ en hiver, prédisposition des intersexués à porter des éphippies) : mais, tandis que les mâles n'apparaissent en abondance que lorsque la nourriture est suffisamment copieuse, les intersexués se montrent aussi fréquemment dans les plus mauvaises conditions alimentaires, telles que celles qui régnaient dans nos élevages en masse.

L'intersexualité correspond donc à une forme incomplète et simplifiée de la gamogénèse (qui pratiquement se manifeste par l'apparition des mâles) et, par suite, se produit plus aisément et plus fréquemment que celle-ci. Il est probable que, dans les lignées normales, les conditions requises pour que les mâles

(¹) Environ 10 0/0 dans notre lignée de *D. alkinsoni*, 52 0/0 dans la lignée de *S. vetulus* suivie par BANTA, 25 0/0 (♂ + ♂) chez les *D. pulex* de KUTTNER. De tels chiffres n'ont de valeur que si un grand nombre d'individus a été examiné.

apparaissent ne se trouvent parfois réalisées que d'une façon insuffisante ; mais alors, les mâles et les femelles pouvant seuls se montrer, un mécanisme s'oppose à la production d'anomalies. Dans les lignées anormales, ce mécanisme se trouve faussé et les moindres impulsions vers la gamogénèse se manifestent par la formation d'intersexués.

VIII. — Hypothèses relatives à l'origine du gynandromorphisme et de l'intersexualité

Le problème du gynandromorphisme est intimement lié à celui du déterminisme du sexe et ce n'est qu'en utilisant les connaissances acquises sur celui-ci que l'on a pu tenter d'aborder le premier. Il convient donc de résumer brièvement les hypothèses que les travaux ont suggérées au sujet des causes déterminant l'évolution d'un germe vers un sexe.

Une foule de recherches portant sur les résultats des croisements et la cytologie des gamètes ont permis d'acquérir un premier point, à savoir le rôle prépondérant joué par la chromatine. Il faut d'ailleurs s'empresse d'ajouter que, selon toute vraisemblance, celle-ci n'agit qu'indirectement, par l'état physiologique que son interaction avec le cytoplasme établit dans chaque cellule, et que son influence, plus quantitative que qualitative, peut souvent être mise en échec par d'autres facteurs.

Quelles que soient les réserves qu'appellent les conclusions, parfois hâtives, de quelques généticiens modernes, il faut reconnaître que la chromatine fournit actuellement l'élément le plus facilement observable du complexe déterminateur du sexe et que son étude s'est déjà montrée singulièrement féconde. Elle pourrait, d'après nos connaissances actuelles, agir sur le sexe de trois façons différentes.

Dans un premier cas, le sexe varierait selon que les chromosomes seraient en nombre haploïde ou diploïde, c'est-à-dire, suivant que l'œuf serait parthénogénétique ou fécondé (cas des Abeilles et de beaucoup d'Hyménoptères) ⁽¹⁾.

(1) Ce cas diffère peu du suivant, si l'on admet que, chez les Hyménoptères en question, les spermatozoïdes déterminateurs du sexe mâle dégèrent.

Dans un deuxième cas, deux espèces de spermatozoïdes, différant par un ou plusieurs chromosomes accessoires détermineraient, par leur conjugaison, le sexe de l'œuf primitivement indifférent (cas de la plupart des Insectes (sauf les Papillons) et probablement des Mammifères, et de plusieurs groupes d'Invertébrés : Echinodermes ⁽¹⁾, Vers, etc.).

Enfin, chez les Papillons et les Oiseaux, une seule sorte de spermatozoïdes féconderait des œufs de compositions chromatiques différentes, correspondant au deux sexes. Dans ce dernier cas, le sexe dépend de la nature de l'œuf tandis que, dans le précédent, il est déterminé par le spermatozoïde.

Les premières hypothèses sur le gynandromorphisme ont tenté d'expliquer la genèse des Abeilles aberrantes. BOVERI (88 et 92) suppose que la conjugaison des pronuclei peut n'avoir lieu qu'après une première division parthénogénétique du noyau femelle. La moitié du corps de l'animal, possédant le nombre diploïde (noyau fécondé) serait seule femelle ; l'autre, ne contenant que la chromatine maternelle (nombre haploïde) aurait le sexe mâle et ne manifesterait que les caractères maternels. MORGAN (95) fait remarquer que plusieurs spermatozoïdes pénétrant parfois dans l'œuf, il peut se faire que quelques-uns se divisent et participent à la formation de l'embryon. Les cellules ayant cette origine, ne comprenant qu'une chromatine réduite, auraient le sexe mâle et les caractères du père. On voit que, suivant que la région mâle du corps d'un gynandromorphe hybride portera les caractères paternels ou maternels on recourra à l'une ou à l'autre des hypothèses précédentes.

Dans le cas où le sexe dépend de la nature du spermatozoïde, on peut imaginer avec LANG (12) que deux spermatozoïdes différents ont pu féconder les deux moitiés d'un œuf prématurément divisé. Quant aux animaux qui possèdent des œufs de deux sortes, ils sont justiciables de l'hypothèse suivante imaginée par DONCASTER (14). Cet auteur a trouvé des œufs de Papillon (*Abraarax*) contenant deux noyaux capables de se conjuguer chacun avec un spermatozoïde. Si, au cours des

(1) D'après TENNENT (*Biol. Bull.* 1911) il y aurait deux sortes de spermatozoïdes chez *Hippocampus esculenta*. Par contre, chez d'autres Oursins, BALTZER (1909) a décrit un dimorphisme nucléaire des ovules.

divisions de maturation, l'un des noyaux expulse le chromosome sexuel tandis que l'autre le garde, après fécondation, les deux moitiés de l'être résultant seront de sexes différents.

Toutes ces hypothèses ont, entre autres défauts, celui de ne pouvoir guère élucider que la genèse des gynandromorphes bipartis. Il n'en est pas de même de la suivante, esquissée par LANG et mise au point tout récemment par MORGAN (19) qui l'a appliquée au cas des *Drosophiles*. Cet auteur admet que, lors d'une division précoce ou tardive, un des chromosomes sexuels indispensables à l'apparition du sexe femelle ne se divise pas et passe tout entier dans une des cellules filles. Toute région du corps formée par les cellules provenant du blastomère ainsi privé d'un chromosome, réduites à la formule XO au lieu de XX sera mâle. MORGAN a pu montrer que, sur ces mêmes régions mâles, tous les caractères, qu'il suppose portés par le chromosome X ainsi éliminé, font effectivement défaut.

Cette théorie de l'élimination du chromosome peut donc rendre compte tout aussi bien des gynandromorphes bipartis que des autres, mais exige qu'ils proviennent tous d'œufs destinés à donner des femelles. De plus, il faut admettre qu'il y a toujours mosaïque stricte, juxtaposition d'éléments de sexe défini et non formation intersexuelle.

Cet inconvénient n'existe plus dans la théorie de R. GOLDSCHMIDT, fondée sur l'étude de l'hybridation chez les Papillons. On sait depuis longtemps que des croisements entre variétés donnent fréquemment un assez grand pourcentage d'anomalies sexuelles et que celui-ci varie suivant le sens du croisement. Par de nombreuses expériences, GOLDSCHMIDT a précisé ces faits et a réussi à les expliquer au moyen des hypothèses suivantes.

L'œuf possède, en puissance, les caractères des deux sexes, mais, normalement, le lot qui prédomine se montre seul; l'autre demeure latent. Pourtant, si la relation quantitative qui existe entre les deux sortes de facteurs, assimilés par l'auteur à des enzymes, se trouve faussée, les deux sexes pourront se manifester sur le même individu. L'auteur arrive à montrer comment le fait peut se produire dans l'hybridation en attribuant aux symboles sexuels mendéliens une certaine *valence*; par exemple : M (symbole ♂) = 60, F (symbole ♀) = 80 chez *Lymantria dispar*, l'espèce étudiée. La femelle étant hétérozygote, les

formules sexuelles deviennent : ♀ = FMm soit 80 — 60, ♂ = FMM soit 80 — 120.

GOLDSCHMIDT est ensuite amené à faire les deux hypothèses suivantes : 1° seuls les facteurs M , logés dans les chromosomes sexuels, sont des facteurs mendéliens typiques ; les facteurs F , situés dans le cytoplasme, ne peuvent être transmis que par la mère ; 2° la valence des facteurs varie suivant les races de *Lymantria dispar*. Ainsi, en admettant que dans une race d'Europe $F = 80$ et $M = 60$ tandis que dans une race japonaise $F = 100$ et $M = 80$, on s'explique la divergence des résultats suivant le sens du croisement.

Soit : ♀ Jap. FMm (100 — 80) × ♂ Eur. FMM (80 — [60 + 60])
 gamètes FM et Fm M et M
 (100 — 80) (100) (60) (60)

auront en première génération des descendants ayant respectivement pour formule :

$$F_1 \left\{ \begin{array}{l} \text{♂ } FMM (100 - [80 + 60]) \text{ soit } 100 - 140. \\ \text{♀ } FMm (100 - 60). \end{array} \right.$$

Dans chacun des sexes les valences voulues dominent les autres d'au moins 20 points ; la progéniture est normale. Il n'en est plus de même dans le croisement inverse.

♀ Eur. FMm (80 — 60) × ♂ Jap. FMM (100 [80 — 80])
 gamètes Fm et FM M et M
 (80 — 60) (80) (80) (80)

$$F_1 \left\{ \begin{array}{l} \text{♂ } FMM (80 - [60 + 80]) = 80 - 140. \\ \text{♀ } FMm (80 - 80). \end{array} \right.$$

Les mâles seront normaux car le nombre 140, somme des deux M , surpasse fortement 80, valeur de F fournie par la femelle européenne mais chez les femelles les valences de F et de M , respectivement transmises par la femelle européenne et le mâle japonais, s'équilibrent ; les caractères mâles pouvant se manifester autant que les autres, l'individu sera *intersexué*.

L'auteur ayant pu se procurer toute une série de races offrant une gamme des plus variées quant à la valence des facteurs sexuels, toutes sortes de degrés d'intersexualité ont pu être obtenus par croisement. Mais pourquoi l'intersexualité frappe-t-elle certains organes avant d'autres et aboutit-elle à la pro-

duction de gynandromorphes? Pour l'expliquer, GOLDSCHMIDT (17) est amené à de nouvelles hypothèses (1). Les facteurs sexuels seraient des sortes d'enzymes (qu'il dénomme *andrase* et *gynase*) dont la chromatine ne serait que le support visible. Le développement de l'embryon commencerait sous l'influence du ferment prépondérant mais, l'action de celui-ci tendant à diminuer, l'autre prendrait sa place et cela, d'autant plus tôt que la supériorité quantitative du premier ferment serait plus faible. Il s'en suit que lors d'une suprématie très nette de l'une des enzymes (cas normal), le développement pouvant se faire entièrement sous l'influence de l'andrase ou de la gynase, aucune anomalie ne se produit. Dans le cas contraire, un organe a d'autant plus de chance d'être modifié par l'entrée en action du ferment primitivement dominé que son ébauche est plus tardive. Le degré d'intersexualité se trouve ainsi dépendre du moment où se produit la substitution de l'action des facteurs sexuels et la précocité de ce point critique (*turning point*) est elle-même fonction de la proportion d'andrase ou de gynase contenue dans l'œuf. De fait, on constate que les antennes des Papillons, qui se différencient assez tard, sont les organes le plus fréquemment modifiés chez les intersexués. L'étude des autres organes permet de vérifier cette loi : l'ordre de fréquence de l'apparition de l'intersexualité sur une région du corps est l'inverse de l'ordre de différenciation au cours du développement, c'est-à-dire : un organe est d'autant plus souvent modifié qu'il se différencie plus tard.

La plupart des intersexués obtenus par GOLDSCHMIDT sont des femelles masculinisées, ce qui est conforme à la théorie. En effet, le mâle renfermant deux fois le facteur M , il est difficile de rencontrer une F de valence si forte dans une race et un M de valeur si faible dans une autre que l'addition de ces dernières valences ($M + M$) ne surpasse pas nettement celle de F au point d'écarter toute possibilité d'intersexualité. GOLDSCHMIDT est néanmoins parvenu à obtenir quelques mâles intersexués, modifiés dans leur morphologie externe et la constitution de leurs gonades (2).

(1) GOLDSCHMIDT suppose que les enzymes agissent sur la *totalité* de l'individu en provoquant la formation d'hormones (2). Nous avons vu que chez les Cladocères, tout au moins, les faits s'opposent à l'adoption de cette hypothèse.

(2) Nous ne pouvons donner ici que les traits fondamentaux de la théorie de

Cette théorie, qui explique merveilleusement les faits pour lesquels elle a été construite, appelle cependant certaines réserves, notamment au sujet de la localisation des facteurs et du revirement du sens de leur action. Elle suppose, de plus, aux gynandromorphes une symétrie qui manque à la plupart d'entre eux, voire à quelques-uns des sujets obtenus par l'auteur. En particulier, la genèse des gynandromorphes bipartis devient totalement inconcevable, une moitié de l'embryon ne pouvant se développer avant l'autre. Elle offre, néanmoins le grand avantage de substituer aux idées simplistes et rigides des théories particulières, une conception plus souple, plus physiologique et de se rapprocher du courant moderne qui, en biologie, fait de plus en plus appel à l'action directrice des enzymes (TROLAND 17).

Toutes les théories précédentes, fondées sur le déterminisme syngamique du sexe ne peuvent, *a priori*, s'adapter sans modification au cas des Cladocères, d'origine parthénogénétique. Il convient donc maintenant d'examiner l'état de nos connaissances sur le déterminisme du sexe chez ces animaux.

Au point de vue cytologique, nous savons fort peu de choses. A. KÜHN (08), ayant étudié avec soin l'ovogénèse de *D. pulex*, a montré qu'il n'y avait pas de division réductionnelle dans l'œuf parthénogénétique. D'autre part, CHAMBERS (13) admet que chez *Simocephalus* la moitié des spermatozoïdes dégénèrent, les autres étant sans doute déterminateurs du sexe femelle (on se rappelle que, de l'œuf fécondé des Cladocères, sort toujours une femelle). Mais plus récemment, Monica TAYLOR (14) n'a trouvé qu'une sorte de spermatozoïdes chez le mâle de *D. pulex* et, fait important, a reconnu dans les cellules somatiques et la lignée germinale de celui-ci le nombre diploïde de chromosomes. Il n'y aurait donc pas de différence chromatique visible entre les deux sexes. Etudier les dissemblances cytologiques des œufs mâles et des œufs femelles est d'ailleurs presque impossible, attendu que l'on ne peut prévoir avec certitude le sexe de la progéniture.

GOLDSCHMIDT et négligeons les parties dépourvues d'application dans le cas qui nous occupe. Par exemple, l'auteur fait intervenir le facteur vitesse de différenciation : les mâles de *Lymantria dispar* se développant plus rapidement que les femelles. Or on ne constate pas de différence de cet ordre dans la croissance des Daphnies.

Le rapport que certains ont voulu établir entre le sexe et la taille ou la couleur des œufs est inexistant ou impossible à généraliser. Les œufs plus petits donnent naissance à des embryons de taille réduite, quant à la couleur de l'œuf, elle nous a semblé, tout au moins chez *D. magna* et *D. atkinsoni*, n'avoir pas de rapport avec le sexe mais plutôt avec l'alimentation de la mère ⁽¹⁾.

L'étude de l'influence des facteurs externes sur l'apparition des individus gamogénétiques a donné lieu à un nombre considérable de travaux, trop souvent contradictoires. On peut sérier les conclusions des auteurs en trois groupes distincts.

La conception la plus ancienne est celle de WEISMANN (74-79), soutenue depuis par quelques zoologistes notamment par KUTTNER et STROHL. D'après ces observateurs, les facteurs externes, température, alimentation, etc. n'auraient aucune action sur la formation des mâles et des éphippies. Ceux-ci apparaîtraient suivant des cycles propres à chaque espèce. Il y aurait des animaux spécifiquement acycliques, monocycliques, bicycliques, polycycliques, ces derniers aboutissant fatalement à la gamogénèse après un nombre de générations déterminé. On est pourtant forcé d'admettre qu'il y a, tout au moins, des races locales, le cycle d'une même espèce montrant des périodicités différentes suivant la provenance des animaux.

Réagissant contre cette théorie trop exclusive, un certain nombre d'expérimentateurs, entre autres DE KERHERVÉ (95), ISSAKOVITCH (05) et AGAR (14) se sont efforcés de mettre en lumière l'influence, maintenant indiscutable, des facteurs externes et ont même fini par penser que les cycles étaient entièrement sous leur dépendance.

Les travaux les plus récents et les mieux conduits plaident en faveur d'une conception intermédiaire qui semble bien être, en effet, la bonne. Le rôle des facteurs internes, hérités, n'est pas douteux ; les différentes espèces de Cladocères ne montrent pas une pareille aptitude à la gamogénèse : les *Moïna* donnent plus souvent des mâles que les *Daphnia* et celles-ci plus que les *Sida*. D'autre part, il est certain que l'expérimentation per-

(1) Témoin l'observation suivante : une ♀ de *D. magna* pond successivement : 3 œufs verts donnant 2 ♀ + 1 ♂, 1 œuf bleu donnant 1 ♀ et 8 œufs bruns d'où sortent 8 ♀.

met d'agir, tout au moins chez les espèces polycycliques, sur la périodicité des cycles. Les auteurs qui ont suivi les cycles d'animaux vivant en liberté, STINGELIN (95, 97), GURNEY (05), KEILHACK (09) admettent également l'influence combinée des facteurs internes et externes. Par contre, l'unanimité disparaît lorsqu'il s'agit de spécifier la nature du facteur externe influent. Une discussion des expériences et des théories nous entraînerait trop loin et nous nous bornerons à exposer l'opinion que nous nous sommes faite d'après la lecture des mémoires et notre expérience personnelle.

Il semble, contrairement à l'opinion courante, que les facteurs température et quantité de nourriture doivent être écartés, tout au moins, en tant qu'agents prépondérants. L'élévation de température, accélérant les échanges vitaux, augmente notablement la fréquence des pontes (tous les 8 jours à 8°, tous les 3 jours à 25°), mais ne modifie pas la sexualité de la progéniture. L'abondance de la nourriture augmente le nombre des œufs, mais la grande quantité de mâles que comportent certaines éclosions suffirait à démontrer qu'elle n'entrave pas la production d'individus gamogénétiques, comme l'ont pensé quelques auteurs (¹). D'autre part, nous avons pu élever, dans des conditions alimentaires défavorables, des *Daphnia magna* pendant trois ans, sans voir apparaître la moindre trace de gamogénèse. Quel est donc le facteur capable d'agir sur les cycles?

Des expériences de LANGHANS (09) et de WOLTERECK (11) et surtout de SCHARFENBERG (10) et de G. SMITH (13, 15), il résulte que l'on doit, avant tout, mettre en cause l'action des produits de désassimilation. SCHARFENBERG (10, 14) arrive à faire apparaître presque à volonté les éphippies chez *D. magna* et les mâles chez *D. pulex* en alimentant ses Daphnies avec des résidus d'algues, déjà digérées (*Mudd Nahrung*). G. SMITH, par des expériences très nettes, met en lumière l'influence du confinement dû à la pullulation des individus (*crowding*) dans un espace restreint. Les animaux, soigneusement isolés de leurs sœurs dès leur naissance, et plus tard de leur progéniture, se montrent presque indéfiniment parthénogénétiques (BAXTA a pu

(¹) Dans la nature, il n'est pas rare de voir pulluler les mâles et les femelles éphippiales aux époques d'abondance alimentaire.

élever par ce procédé 130 générations sans voir apparaître de mâle). Par contre, les mâles se montrent très nombreux parmi les Cladocères élevés en grand nombre dans la même culture. L'action des facteurs isolement et accumulation, qui se réduit, en dernière analyse, à celle des produits de désassimilation, semble donc bien établie ; mais si elle permet de modifier fortement la proportion des sexes, elle ne suffit pas à *déterminer* leur apparition. Celle-ci reste toujours liée à des facteurs internes qui nous échappent et qui doivent être bien difficiles à contrôler. Dans le cas des portées mixtes, comprenant des mâles et des femelles, il faut admettre en effet qu'un même germa-rium a pu produire, presque simultanément, des œufs de sexe différents. Il n'y a donc pas de rapport strict entre l'état physiologique de la mère et le sexe de la progéniture.

On pourrait faire observer que les expériences que nous venons de résumer sont relatives à l'apparition des périodes de gamogénèse et non au déterminisme du sexe. A la vérité, cette distinction ne doit pas entrer ici en ligne de compte. D'un œuf parthénogénétique, ne peuvent sortir que deux sortes d'individus : des mâles et des femelles, et peu importe qu'avec l'apparition des mâles coïncide généralement un changement dans l'ovogénèse de quelques femelles. Nous avons vu d'ailleurs que cette ovogénèse spéciale, accompagnée de la production d'éphippies, se retrouve assez souvent comme corollaire de l'intersexualité.

Au moment de proposer une explication des faits décrits au cours de cette étude, nous sommes amenés à écarter les hypothèses du gynandromorphisme fondées sur la considération des chromosomes sexuels pour les raisons suivantes : origine parthénogénétique des sujets, similitude constatée par Monica TAYLOR dans la constitution chromosomique du mâle et de la femelle, présence d'organes intermédiaires irréductibles à la mosaïque stricte. La théorie de GOLDSCHMIDT sera-t-elle d'un plus grand secours ? Nous devons rejeter, non seulement toute la partie qui fait intervenir le symbolisme mendélien, par suite de l'origine parthénogénétique des Daphnies, mais encore, en raison de l'asymétrie des intersexués, l'hypothèse de la permutation des déterminants sexuels manifestée synchroniquement dans la totalité de l'individu. Il reste néanmoins des théories

de GOLDSCHMIDT quelques idées fort séduisantes notamment celle de la valeur *quantitative* du déterminisme sexuel et celle de l'inversion de la dominance des facteurs à *condition de limiter celle-ci à certaines régions de l'organisme, sans corrélation stricte ni synchronisme*. Il est d'autant plus indiqué d'appliquer ces notions au cas des Daphnies que, parti d'un point de vue différent, WOLTERECK (11) a été amené à attribuer les variations du cycle des Cladocères à l'activation ou l'inhibition de ferments déterminateurs.

Nous rappelions plus haut, combien devait être délicat et difficile à influencer par les facteurs externes le mécanisme de la production des mâles, puisque, dans un ovaire, un même groupe de cellules germinatives peut donner simultanément une proportion variable d'individus des deux sexes, sans que la fécondation intervienne. C'est cette extrême labilité constatée dans les pontes normales qui peut nous aider à comprendre la genèse des Daphnies intersexuées. On peut supposer que cette grande instabilité de l'œuf se maintient parfois au cours de l'ontogénèse et que, par suite d'une mauvaise répartition des ferments déterminateurs ou de toute autre cause, les blastomères conservent une indépendance analogue à celle des cellules germinales. Selon que l'inversion de dominance ⁽¹⁾ sera précoce ou tardive une région plus ou moins grande de l'organisme sera modifiée. Si elle se produit dans l'un des deux premiers blastomères on obtiendra un gynandromorphe biparti, que des revirements cellulaires plus tardifs ou de nouvelles répartitions inégales de ferment pourront d'ailleurs remanier.

En admettant l'instabilité sexuelle des blastomères, on conçoit que les cellules filles n'héritent pas nécessairement d'un sexe définitivement fixé, mais seulement d'une plus grande aptitude à manifester un sexe restant sujet à revirement ; on peut aussi s'expliquer pourquoi, si un côté de l'animal ou un organe présente, dans son ensemble, un certain sexe, certaines de ses parties peuvent faire exception comme cela se produit, par exemple, dans les cas d'inversion de l'asymétrie.

La similitude d'évolution des cellules d'une même région

(1) Il se peut que la dominance ne soit pas toujours absolue et que parfois, les deux « facteurs » sexuels antagonistes agissent simultanément pour orienter le développement d'un organe vers un type intersexuel.

provient, non d'une liaison actuelle, telle que celle que produisent les hormones, mais de l'hérédité cellulaire. Elle est donc d'autant plus forte que le degré de parenté est plus grand, c'est-à-dire que les cellules ont une origine commune plus rapprochée. Cette similitude de nature due à la parenté n'exclut pas d'ailleurs toute indépendance dans l'évolution ultérieure, pas plus que les modifications dues à l'interaction avec les régions environnantes. C'est ainsi que les jumeaux vrais, en dépit de la grande ressemblance qu'ils doivent à leur origine commune, conservent une certaine individualité.

Les formes intersexuées, parfois si bizarres, que nous avons rencontrées ne sont pas réductibles à une mosaïque de cellules mâles et femelles et ne peuvent s'expliquer si l'on n'admet l'existence de cellules douées d'une sexualité mixte. A la vérité, COCKAYNE (15) a montré que la teinte intermédiaire des ailes de certains Papillons gynandromorphes était due à un mélange très fin d'écailles propres à chacun des deux sexes, et que la structure syncytiale et la migration nucléaire que l'on observe dans l'œuf des Lépidoptères permettent de comprendre la genèse des mosaïques les plus fines. Une pareille explication ne peut convenir aux Cladocères, chez lesquels la segmentation se montre très régulière; par contre, il n'y a aucune difficulté à imaginer qu'une répartition inégale des ferments (1) déterminateurs du sexe, qui doit logiquement se produire lors de l'ovogénèse pour donner, en l'absence de fécondation, des individus de sexes différents, puisse se continuer au cours des divisions ultérieures des cellules embryonnaires.

Nous ne croyons pas possible de diviser les individus décrits au cours de ce travail en *mâles intersexués*, et *femelles intersexuées*, ainsi que l'ont fait certains auteurs. Faudrait-il d'ailleurs tenir compte du sexe originel probable (méthode de GOLDSCHMIDT) ou du sexe prédominant chez l'adulte (BANTA)? Nous savons, par exemple, par l'étude de l'antennule des femelles peu masculinisées (catég. II), que, suivant que le flagellum se trouve présent sur une antennule de type femelle, ou qu'il man-

(1) L'hypothèse des ferments déterminateurs de WOLTERECK et de GOLDSCHMIDT donne une forme concrète aux causes amenant la manifestation d'un sexe. On pourrait attribuer à celles-ci une toute autre nature, sans que le principe de l'explication que nous proposons doive être modifié.

que sur une antennule de type mâle, on peut supposer que cet appendice a débuté par l'un ou l'autre sexe; mais la forme sexuelle de l'autre antennule suffit à démontrer que cette conclusion n'est pas valable pour l'ensemble de l'individu.

En s'en tenant aux grandes lignes de la morphologie des intersexués, il semble néanmoins possible d'admettre que, dans la majorité des cas, l'influence mâle a dû dominer au début de l'ontogénèse pour être ensuite supplantée plus ou moins vite par les facteurs femelles ⁽¹⁾. Cette opinion découle, non seulement de la comparaison entre les formes intersexuées et les formes embryonnaires, mais encore de l'étude des gonades anormales et des conditions dans lesquelles apparaissent les intersexués. Kerz considérait ses hermaphrodites comme des mâles avortés et cette manière de voir semble renfermer une part de vérité. Il faut pourtant se rappeler que les intersexués se montrent beaucoup plus fréquemment que les mâles, ce qui paraît bien indiquer qu'ils ne proviennent pas d'œufs mâles, mais d'œufs *intersexués* présentant une dominance mâle insuffisante. La facilité avec laquelle le déterminant femelle reprend son emprise sur la formation de l'embryon est sans doute en rapport avec la fréquence et l'abondance de la production de ce sexe chez les Cladocères.

Nous avons vu que l'aptitude à donner naissance à des intersexués fait partie du patrimoine héréditaire d'une lignée; mais qu'elle peut être la cause première de cette anomalie qui apparaît subitement comme une mutation? Le parasitisme semble pouvoir être mis hors de cause; non seulement les Cladocères anormaux ont toujours été reconnus indemnes de toute infestation, mais nous avons pu observer des *D. atkinsoni* venant de la Côte d'Or, parasitées par une Microsporidie, et dépourvues de toute trace de masculinisation. Dans ce cas, pourtant, l'ovaire était avorté et incapable de produire des œufs.

On doit également écarter toute action possible de la fécondation. Nos premières Daphnies anormales furent trouvées dans un élevage dont les individus se reproduisaient parthénogénétiquement depuis plus de seize mois sans qu'aucune ano-

(1) Feraient, sans doute, exception : 1° les intersexués de la catégorie II, type 1, 2° les trois intersexués (191, 223, 274) dont les antennes sont normales, 3° le n° 79 (fig. 16) ayant le type ♂ et les antennes peu masculinisées.

malie apparaisse, et les premiers *Simocephalus* intersexués découverts par BANTA provenaient d'une 131^e génération parthénogénétique.

Il est remarquable que la plupart des individus aberrants signalés jusqu'ici ont été trouvés au cours d'élevages en laboratoire, alors que de nombreux zoologistes descripteurs ayant, pour des travaux de systématique ou de faunistique, examiné des milliers de Cladocères vivant en liberté, n'en ont jamais mentionné. On serait ainsi tenté d'incriminer les conditions anormales de l'élevage qui peuvent troubler la succession saisonnière habituelle des cycles ou l'intoxication due à l'accumulation des produits d'excrétion. C'est effectivement dans un élevage offrant des signes manifestes de dégénérescence (ralentissement des pontes, coloration des glandes excrétrices) que nos premiers gynandromorphes sont apparus ⁽¹⁾. Il faut cependant noter que des *D. magna*, élevées dans des conditions analogues, n'ont jamais présenté la moindre trace d'intersexualité.

Comparaison avec les Phasmes. — Si par leur origine parthénogénétique les Cladocères intersexués se distinguent nettement des individus similaires issus d'œufs fécondés, leur cas est tout à fait comparable à celui des Phasmes.

On sait, depuis longtemps, que beaucoup de ces Orthoptères sont capables de se reproduire parthénogénétiquement et, dans ces conditions, donnent constamment des femelles. On en a d'abord conclu (R. DE SINÉTY, 01) à une thélytoquie absolue, inverse de l'arrhénotoquie des Abeilles, la fécondation étant indispensable à l'apparition du sexe mâle. Mais des observations plus récentes de J. PANTEL, R. DE SINÉTY, MAC BRIDE, JACKSON, MEISSNER et G. FOUCHER ont montré que des mâles peuvent apparaître sporadiquement dans des pontes strictement parthénogénétiques. Bien plus, PANTEL et DE SINÉTY (08) et CHOPARD (18) ont signalé sous le nom d'hermaphrodite des individus offrant des anomalies tout à fait comparables à celles que nous venons de décrire chez les Daphnies. Le *Bacillus (Clonopsis) gallicus* décrit par CHOPARD est porteur d'organes rudimentaires intersexués (valve de l'oviscape) et manifeste une inversion de l'asymétrie sexuelle comparable à ce que l'on

(1) La première lignée intersexuée suivie par BANTA provenait également d'une culture mal alimentée.

observe chez certains Cladocères (mésonotum ♀ à droite, oviscape rudimentaire à gauche).

Ces faits sont d'autant plus significatifs que les Phasmes appartiennent au groupe d'Insectes où l'existence d'un chromosome accessoire déterminateur du sexe a été démontrée avec le plus de netteté. R. DE SINÉTY a, notamment, publié des figures relatives à la spermatogénèse d'un Phasme du Portugal (*Leptynia attenuata*) qui ne laissent aucun doute à cet égard. La possibilité d'apparition de mâles et d'intersexués porteurs d'organes intermédiaires, en dehors de toute fécondation, chez des animaux où le chromosome sexuel est aussi net, permet d'émettre quelques doutes sur le pouvoir déterminateur de ce grain de chromatine. En tout cas, son action ne paraît pas indispensable et peut être suppléée par d'autres facteurs.

Résumé et Conclusions

Nous pouvons résumer les résultats obtenus au cours de ce travail dans les conclusions suivantes :

1° Le déterminisme du sexe des Cladocères paraît être de nature quantitative. Bien que l'œuf possède virtuellement la possibilité de réaliser l'un ou l'autre sexe, le facteur déterminant (enzyme ou autre) est généralement réparti en proportion suffisante pour imposer une sexualité définie à l'embryon. Par suite d'une anomalie héréditaire, il peut se faire que certains œufs se trouvent porteurs d'une sexualité dominante *quantitativement* insuffisante et par suite aboutissent à la formation d'intersexués.

2° L'analyse morphologique des intersexués montre que ce facteur, à dominance insuffisante et transitoire, doit se répartir irrégulièrement entre les blastomères lors de leur division. On s'explique ainsi que l'asymétrie soit la règle et que fréquemment le sens de l'asymétrie s'inverse suivant les organes ou les régions considérés.

3° L'anomalie amenant la répartition irrégulière des facteurs déterminants sur les œufs et les blastomères fait partie du patrimoine héréditaire d'une lignée où elle apparaît brusquement, pour des causes encore inconnues. L'hérédité ne suit aucune loi

définie car sa manifestation semble dépendre non seulement de facteurs internes, mais aussi de facteurs externes analogues à ceux qui influencent les cycles. Il faut noter que la pénurie alimentaire, qui a une action défavorable sur l'apparition des mâles, est, au contraire, propice à la production des intersexués.

4° Dans une même lignée, l'abondance des aberrations sexuelles offerte par une progéniture ne dépend pas étroitement du degré de masculinisation de la mère.

5° Lorsque la majeure partie des organes externes sont masculinisés, les gonades sont rarement normales ; elles consistent alors, le plus souvent, en ovo-testis renfermant les deux sortes de cellules germinales. Ces glandes mixtes ne sont pas fonctionnelles.

6° Les intersexués produisant des œufs peuvent former des éphippies. Celles-ci se montrent d'autant plus fréquemment et offrent des structures d'autant plus anormales que la masculinisation de la mère est plus accentuée.

7° Les antennules mâles, portées par des intersexués régénèrent dans les mêmes conditions que celles des mâles normaux.

8° Par la répartition irrégulière de caractères franchement mâles et femelles, les Cladocères anormaux rappellent les gynandromorphes typiques ⁽¹⁾ (*Drosophiles* de MORGAN), tandis que la présence de formes intermédiaires ainsi que leur mode d'apparition les rapprochent des intersexués tels qu'ils sont définis par GOLDSCHMIDT et RIDDLE. Du fait de cette double affinité et de leur origine parthénogénétique les Cladocères que nous venons de décrire présentent un aspect nouveau du phénomène de l'intersexualité et leur genèse ne peut s'expliquer par les théories proposées jusqu'à ce jour.

Ces conclusions ne sont valables que pour les seuls Cladocères, mais elles peuvent, peut-être, contribuer à jeter quelque lumière sur des questions de portée plus générale.

(1) Chez les *Daphnies* intersexuées il n'y a probablement jamais de mosaïque stricte, telle que MORGAN la décrit chez les *Drosophiles*, c'est à dire passage *sans transition* d'une forme mâle à une forme femelle. Même si, le long de la zone de contact, il n'y a pas interaction entre les tissus de sexes différents, les deux régions doivent s'adapter mécaniquement l'une à l'autre et offrir des formes intermédiaires.

Une des premières qui se posent est celle des rapports qui unissent les caractères morphologiques à la nature des gamètes. Le succès des recherches relatives à l'action des hormones chez les Vertébrés a fait naître dans l'esprit de beaucoup de biologistes la conception d'une relation causale, fondamentale et nécessaire, entre les caractères primaires et secondaires. Chaque fois qu'une anomalie de ceux-ci était constatée, on s'efforçait, même chez les Invertébrés, d'en rechercher la cause dans une aberration correspondante des gonades : c'est ainsi que toute altération sexuelle causée par un parasite était considérée, *a priori*, comme castration parasitaire. Il a fallu les belles expériences de OUDEMANS, KELLOGG, MEISENHEIMER, KOPEC pour montrer que les liaisons hormoniques ne constituaient pas le rapport fondamental des caractères sexuels dans le règne animal et que les Insectes, tout au moins, faisaient exception. Depuis, les travaux de G. SMITH (08-15) et, plus récemment, de S. KORNHAUSER (19) ont porté atteinte à la notion de castration parasitaire chez les Arthropodes en montrant que le parasite pouvait, en modifiant le métabolisme, agir directement sur les caractères secondaires, les gonades étant parfois intactes (KORNHAUSER). Nous avons vu que, chez les Daphnies, les glandes génitales présentent des états intersexuels bien plus rarement que les appendices.

Les hormones ne semblent pas constituer le procédé de relation fondamental et nécessaire entre les caractères primaires et secondaires, mais plutôt un perfectionnement des moyens de corrélation. Elles sont souvent dépourvues de spécificité zoologique, voire sexuelle, et certaines substances pourraient même parfois les remplacer (KOLLMANN, 19). Faut-il rappeler que des traumatismes extragénitaux amènent parfois (chez les Cervidés, par exemple) des résultats analogues à ceux que produisent les hormones et que celles-ci ne peuvent suffire à rendre compte des cas de gynandromorphisme observés chez les Vertébrés.

Dans son beau travail sur l'origine des caractères sexuels secondaires, KAMMERER (12) a montré que ceux-ci ne se distinguent en rien des caractères de race ou d'espèce, ainsi qu'il résulte d'un grand nombre d'expériences sur les croisements, la régénération, l'action des facteurs externes, etc. Les hor-

mones peuvent parfois les révéler, mais non les créer ⁽¹⁾.

Comment peut-on s'expliquer que les deux sortes de caractères sexuels se trouvent normalement unis ?

Tout œuf possède un sexe qu'il transmet à chacune des cellules filles. Toutes les cellules du corps se trouvent donc posséder, normalement défini depuis l'œuf, un sexe qu'elles manifestent, suivant qu'elles appartiennent au « germen » ou au « soma », par la production de gamètes déterminés ou par la réalisation des formes caractéristiques du sexe. Mais l'œuf n'est orienté vers la production d'un sexe que par un certain état métabolique, déterminé, sans doute, par un rapport entre la chromatine et le cytoplasme. Cette orientation n'est pas toujours définitive, le métabolisme voulu est plus ou moins nettement instauré et l'on sait que, dans certains cas, il peut se modifier secondairement (hermaphrodisme successif, expériences de BALTZER, de GOULD, d'HERTWIG, etc.).

Cette labilité sexuelle n'est d'ailleurs pas le propre de l'œuf et peut se retrouver à un certain degré dans les cellules filles qui sont capables de réagir isolément et de montrer une sexualité différente de l'ensemble du corps. Il y a alors production de gynandromorphes.

Il faut noter, cependant, qu'un animal n'est pas un simple agrégat de parties diverses ; il forme un tout, une individualité, douée de certaines caractéristiques au nombre desquelles figure le sexe. Un individu formé d'un assemblage de régions mâles, femelles ou intermédiaires ne peut conserver cette formule hétérogène pour un certain nombre de particularités qui ne se conçoivent qu'indivises. Tels sont : le métabolisme général (parfois la taille), le comportement, le psychisme. Il en résulte que, même chez les gynandromorphes formés de parties nettement attribuables à l'un ou l'autre sexe, la notion de *type sexuel intermédiaire* s'impose pour l'ensemble de l'individu.

Il est probable que cette conception ne doit pas se limiter aux gynandromorphes, mais qu'elle peut s'étendre à certains

(1) On peut admettre que les caractéristiques pigmentaires, « livrées », ornements divers résultent de l'action directe des produits sécrétés par les gonades mais une pareille supposition est invraisemblable lorsqu'il s'agit d'organes compliqués étroitement adaptés à une fonction précise. Si l'on désire expliquer l'origine de ceux-ci mieux vaut faire appel aux facteurs évolutifs habituellement invoqués pour les caractères spécifiques.

individus dans toutes les espèces gonochoriques, y compris l'espèce humaine, même en l'absence d'anomalies notables des caractères sexuels secondaires. En effet en dehors de ceux-ci qui, presque au même titre que les gamètes, sont caractéristiques du sexe, il est possible de distinguer des caractères *tertiaires* habituellement liés à un sexe au point d'en compléter la physionomie. Tels sont, par exemple, dans l'espèce humaine : la taille, le développement des muscles, la finesse des extrémités et des articulations, une infinité de caractères psychiques. Ces particularités sont loin de se répartir uniformément entre les différents individus appartenant à un même sexe et permettraient peut-être d'établir des degrés dans la sexualité. C'est d'ailleurs pour l'espèce humaine que le terme de type sexuel intermédiaire ⁽¹⁾ a été créé par HIRSCHFELD à propos de certaines aberrations psychiques.

Quelle que soit l'extension que doive prendre par la suite la notion d'intersexualité, l'étude de ce phénomène permet déjà d'établir des données importantes.

Les sexes ne constituent pas deux alternatives exclusives, deux polarités incompatibles, mais plutôt les deux points extrêmes de toute une série continue d'états intermédiaires. Ceux-ci sont exceptionnellement capables de se réaliser, sur un individu ou un organe, lorsque divers phénomènes : croisements hétérogènes, mutilation, intoxication etc. viennent influencer les agents déterminateurs du sexe. De plus, les différentes particularités qui sont généralement réunies pour caractériser l'un ou l'autre sexe sont susceptibles de se dissocier et de se répartir irrégulièrement sur un même être.

L'étude des Cladocères intersexués, en fournissant de nombreux exemples de ces deux ordres de faits : graduation sexuelle et désagrégation des caractères peut jeter quelque lumière sur un nouvel aspect des problèmes de la sexualité.

(1) *Sexuelle Zwischenstufe*. Voir SIMAC (11).

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1914. AGAR, W.-E. — Parthenogenetic and sexual reproduction in *Simocephalus vetulus* and other Cladocera (*Journ. Genetics*, III, 179).
1909. ANDREW, E.-A. — A male Crayfish with some female organs (*Am. nat.*, XLIII).
1913. ASHWORTH, J.-H. — On some pseudo-hermaphrodite examples of *Daphnia pulex* (*Proc. R. Soc. Edinburgh*, XXXIII, 307-316).
1839. BAIRD, W. — Description of several species of Entom. Crustacea from Jerusalem (*Ann. nat. hist.* (3), IV, 280-283).
1914. BALTZER, F. — Die Bestimmung des Geschlechts nebst einer Analyse des Geschlechtsdimorphismus bei *Bonellia* (*Mitt. Zool. St. Neapel*, XX, 1-44).
1916. BALTZER, F. — Ueber neuere Versuche zur Vererbung und Bestimmung des Geschlechts (*Mitteil. Naturforsch. Gesellsch. Bern*).
1914. BANTA, A.-M. — One hundred parthenogenetic generation of *Daphnia* without sexual forms (*Proc. Soc. Exp. Biol. and Med.*, XI, 180-182).
1916. BANTA, A.-M. — A sex-intergrade strain of Cladocera (*Ibid.*, XIV, 3-4).
1916. BANTA, A.-M. — Sex intergrades in a species of Crustacea (*Pr. Nat. Ac. Sci.*, p. 378).
1918. BANTA, A.-M. — Sex and sex intergrades in Cladocera (*Ibid.*, p. 373).
1891. BERNARD, H.-M. — Hermaphroditismus bei Phyllopoden (*Jenaisch. Zeits. NF*, XVIII, 337-338).
1896. BERNARD, H.-M. — Hermaphroditism among the Apodidae (*Ann. Mag. Nat. Hist.*, ser. 6, XVII).
1888. BOVERI, Th. — Ueber partielle Befruchtung (*Sitz. Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München*, IV).
1902. BOVERI, Th. — Ueber mehrpolige Mitosen als Mittel zur Analyse des Zellkerns (*Verhandl. Phys. Med. Gesellsch. z. Würzburg*, XXXV, 67-90 [86]).
1913. CAULLERY, M. — Les problèmes de la sexualité (Paris).
1918. CAULLERY, M. et MESNIL. — Un cas de gynandromorphisme chez une Annélide polychète (*Bull. Biol. Fr. Belg.*, LII, p. 324).
1913. CHAMBERS, R. — The spermatogenesis of a Daphnid, *Simocephalus vetulus* (*Biol. Bull.*, p. 134).
1918. CHOPARD, L. — Note sur un individu hermaphrodite de *Clonopsis gallica* (*Bull. Soc. Zool. France*, XLIII, 168).
1915. COCKAYNE, E.-A. — Gynandromorphism and kindred problem (*Jour. Genetic*, V, 75).
1916. COCKAYNE, E.-A. — An intersex of *Amorpha populi* (*Trans. Ent. Soc.*, London).
1914. DONCASTER, L. — The determination of sex (Cambridge).
1881. GISSLER, C. F. — Description of a hermaphroditic Phyllopod crustacean (*Am. Nat.*, XV, 136-139).
1912. GOLDSCHMIDT, R. — Erblichkeitsstudien an Schmetterlingen. I (*Zeitsch. f. Abstam. u. Vererb.*, VII, 280-316).
1914. GOLDSCHMIDT, R. (und POPPELBAUM). — *Id.*, II (*Ibid.*, XI).

1915. GOLDSCHMIDT, R. — Vorläufige Mitteilung über weitere Versuche für Vererbung und bestimung des Geschlechts (*Biol. Centralbl.*, XXXV, 506).
1916. GOLDSCHMIDT, R. — Experimental intersexuality and the sex problem (*Am. Nat.*, L, 705-748).
1916. GOLDSCHMIDT, R. — A preliminary report on further experiments in inheritance and determination of sex (*Proc. Nat. Ac. Sc.*, II, 53-58).
1916. GOLDSCHMIDT, R. — Die biologischen Grundlagen der konträren Sexualität und der Hermaphroditismus bei Menschen (*Arch. f. Rassen u. Gesellsch. Biol.*, XII).
1917. GOLDSCHMIDT, R. — A further contribution to the theorie of sex (*J. exp. Zool.*, XXII, 593).
1917. GOLDSCHMIDT, R. — On a case of facultative parthenogenesis on the Gipsy-moth *Lymantria dispar*, with a discussion of the relation of parthenogenesis to sex (*Biol. Bull.*).
1917. GOULD, H.-N. — Studies on sex in the hermaphrodite Mollusc *Crepidula plana* (*Journ. Exp. Zool.*, XXXIII, 4-50).
1919. GREEN, W.-R. — Studies in the life cycle of *Simocephalus vetulus* (*Biol. Bull.*).
1879. GROBBEN, C. — Die Entwicklung der *Moïna* (*Arb. Zool. Inst. Wien*, II).
1896. GROSCOWSKY, M. — O hermafrodytysmie u Wios'łarek (*Kosmos*, Lemberg, XXI, p. 301-310, 3 fig.). Ueber hermaphroditismus bei Cladoceren (*Ref. im Zool. Centralbl.*, 1897).
1913. GROSVENOR, G. H. and G. SMITH, — The life cycle of *Moïna rectirostris* (*Q. J. Micr. Sc.*, LVIII).
1903. GURNEY, R. — The life history of the Cladocera (*Tr. Norfolk and Norwich Nat. Soc.*, p. 48).
1906. HERTWIG, R. — Weitere Untersuchungen über das Sexualitätsproblem (*Verh. deutsch. Zool. Ges.*, 90-111).
1912. HERTWIG, R. — Ueber den derzeitigen Stand des Sexualitätsproblem nebst eigen Untersuchungen (*Biol. Centralbl.*, XXXII).
1903. ISSAKOWITSCH, A. — Geschlechtsbestimmende Ursachen bei den Daphniden (*Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch.*, LXIX).
1912. KAMMERER, P. — Ursprung der Geschlechtsunterscheide (*Fortsch. d. Naturwiss. Forschung*, Wien, V).
1909. KEILHACK, L. — Zur Bedeutung der Generationszyklen bei den Cladoceren (*Int. Revue ges Hydrobiol Hydrogr.*, II, 238).
1919. KEILIN, D. and G.-H.-F. NUTTAL. — Hermaphroditism and others abnormalities in *Pediculus humanus* (*Parasitology*, XI, 279-328).
1895. KERHERVÉ, J.-B. de. — De l'apparition provoquée des mâles chez les Daphnies (*Daphnia Atkinsoni*) (*Mém. Soc. Zool. France*, VIII, 200-214).
1919. KOLLMANN, M. — Influence de l'extrait de thyroïde sur certains caractères sexuels secondaires des Tritons (*C. R. Soc. Biol.*).
1913. KOPEC, S. — Nochmals über Unabhängigkeit der Ausbildung sekundärer Geschlechtscharakteren von den Gonaden bei Lepidopteren (Fühlerregenerationsversuche mit kastration und Keimdrüsen transplantation kombiniert) (*Zool. Anz.*, XLIII, 65).
1919. KORNHAUSER, S.-L. — The sexual characteristics of the Membracid, *Thelia bimaculata* (Fabr.). External changes induced by *Aphelopus thelie* (*Jour. of Morph.*, XXXII, 534-636).

1908. KÜHN, A. — Die Entwicklung der Keimzellen in den parthenogenetischen Generationen der Cladoceren, etc. (*Arch. f. Zellforsch.*, 1).
1874. KURZ, W. — Ueber androgyne Missbildung bei Cladoceren (*SB. Ak. Wien*, LXIX).
1909. KUTTNER, O. — Untersuchungen ... etc. — Erbllichkeit von Zwitterbildungen (*Intern. Revue ges. Hydrobiol. Hydrogr.*, II, 658).
1913. KUTTNER, O. — Ueber Vererbung und Regeneration angeborenen Missbildungen bei Cladoceren (*Arch. f. Entwickl.*, 649).
1912. LANG, A. — Vererbungswissenschaftliche Miszellen (*Zeitschr. f. indukt. Abstamm.*, VIII, 233).
1909. LANGHANS, V.-H. — Experimentellé untersuch. zu Fragen der Fortpflanzung. Variation und Vererbung bei Daphniden (*Verh. d. deutsch. Zool. ges.*).
1915. LA VAULX, R. DE. — Remarques sur *Daphne atkinsoni*. — Sur des Daphnies androgynes (*Bull. Soc. Zool. France*, XL, 100-104).
1915. LA VAULX, R. DE. — Anomalies antennulaires de quelques Daphnies gynandromorphes (*Ibid.*, 194).
1918. LA VAULX, R. DE. — Observations sur l'apparition des Daphnies gynandromorphes (*Ibid.*, XLIII, 187).
1919. LA VAULX, R. DE. — L'intersexualité chez un Crustacé Cladocère (*C. R. Ac. Sci.*, CLXIX, 97).
1920. LA VAULX, R. DE. — Les Cladocères intersexués et les récentes théories du gynandromorphisme (*Bull. Soc. Zool. France*, XLV, 38).
1920. LA VAULX, R. DE. — Sur un nouveau procédé de coloration de la chitine (*Ibid.*, 214).
1857. LUBBOCK, J. — An account of the two methods ... etc. and of the structure of the ephippium (*Phil. Trans. roy. Soc. London*, 79).
1911. MEISENHEIMER, J. — Ueber die Wirkung von Hoden und Ovariensubstanz auf die sekundären Geschlechtsmerkmale des Frosches (*Zool. Anz.*, XXVIII, 53).
1905. MORGAN, J.-H. — An alternative interpretation of gynandromorphous Insects (*Science*, XXI).
1905. MORGAN, T.-H. — The cause of gynandromorphism in Insects (*Am. Nat.*, XLI, 715).
1913. MORGAN, T.-H. — Heredity and sex (*Columbia Un. Press.*, New-York).
1916. MORGAN, T.-H. — The Eugster gynandromorphs bees (*Ann. Nat.*, L).
1919. MORGAN, T.-H. — The origin of gynandromorphs (Washington).
1920. MORGAN, T.-H. — Variation in the secondary sexual character of the Fiddler Crab (*Am. Nat.*).
1914. MRAZEK, AL. — Androgyne Erscheinungen bei *Cyclops gigas* (*Zool. Anz.*, XLIII, 245-250).
1908. PANTEL et DE SINÉTY. — Sur l'apparition de mâles et d'hermaphrodites dans les pontes parthénogénétiques des Phasmes (*C. R. Ac. Sci.*, p. 1338).
1916. PARIS, P. — Note sur quelques Entomostracés récoltés dans le département de la Côte-d'Or (*Bull. Soc. Zool. France*).
1918. PARIS, P. — Notes sur quelques espèces de la faune du département de la Côte-d'Or (*Ibid.*, XLIII, 183).
1914. PICK, L. — Ueber den wahren Hermaphroditismus des Menschen und der Säugtiere (*Arch. Mikr. Anat.*, LXXXIV).
1899. PRZIBRAM. — Die Regeneration bei den Crustaceen (*Arb. Zool. Inst. Wien*, XI).

1919. RABAUD, E. — Evolution et sexualité (*Scientia*).
1889. RICHARD, J. — Anomalie de l'antenne droite chez *Diaptomus caeruleus* (*Bull. Soc. Zool., France*, XIV, 38).
1895. RICHARD, J. — Révision des Cladocères, I (*Ann. Sci. Nat.*).
1896. RICHARD, J. — *Id.* II (*Ibid.*, p. 198 et 202).
1916. RIDDLE, O. — Sex control and known correlations in pigeons (*Am. Nat.*, L, 385).
1910. SCHARFENBERG. — Studien und Experimente über die Eibildung und den Generationenzyklus von *D. magna* (*Int. Revue ges. Hydrobiol. Hydrogr.*).
1914. SCHARFENBERG. — Weitere Untersuchungen an Cladoceren, etc. (*Ibid.*, suppl. VI).
1901. SINÉTY, R. DE. — Recherches sur la biologie et l'anatomie des Phasmes (*La Cellule*, XIX).
1911. SIMAC. — Des types sexuels intermédiaires (*Biologica*, p. 83).
1908. SMITH, G. — Sex in the Crustacea, with special reference to the origin and nature of hermaphroditism (*Rep. 77th meet. Brit. Ass. Adv. Sc.*, 543).
- 1910-12. SMITH, G. — Studies in the experimental analysis of sex. Parts 1-9 (*Quart. Journ. Micr. Sc.*).
1914. SMITH, G. — The effect of reproductive cycle on glycogen and fat metabolism in Crustacea (*Rep. 83th meet. Brit. Ass. Adv. Sc.* Birmingham, 660).
1915. SMITH, G. — The life cycle of Cladocera with remarks on the physiology of growth and reproduction in Crustacea (*Proc. Royal Soc.*). Voir aussi GROSVENOR.
1861. SMITT, F.-A. — Sur les éphippies des Daphnies (*Nova Acta Soc. scient. Upsal*, III).
1913. STEINACH, E. — Feminierung von Männchen und Masculierung von Weibchen (*Zentralbl. f. Physiol.*).
1895. STINGELIN, TH. — Die Cladoceren der Umgebung von Basel (*Zool. Anz.*, XVIII, 49).
1897. STINGELIN, TH. — Ueber jahrzeitliche, individuelle und lokale Variation bei Crustaceen.. etc. (*Forschber. biol. stat. Plon.*, V, 150).
1914. TAYLOR, M. — Note on the number of chromosomes in the male of *D. pulex* (*Zool. Anz.*, XLV).
1906. TOYAMA, K. — Studies on the hybridology of Insects (*Bull. Col. Agric. Tokyo*, VII).
1917. TROLAND, L. TH. — Biological enigmas and the theory of enzyme action (*Am. Nat.*, 321-350).
- 1874-79. WEISMANN. — Beiträge zur naturgeschichte der Daphnoiden. Leipzig.
1908. WOLTERECK, R. — Ueber natürliche und künstliche Varietätenbildung bei Daphniden (*Verhandl. D. Zool. Ges.*, 239).
1909. WOLTERECK, R. — Weitere exper. Untersuch..... bei Daphniden (*Ibid.*).
1911. WOLTERECK, R. — Ueber Veränderung der Sexualität bei Daphniden (*Int. Revue ges. Hydrobiol. Hydrogr.* 91).
1907. ZOGRAF, N. V. — Hermaphroditismus bei den Männchen von *Apus* (*Zool. Anz.*, XXX, 563).

Edouard CHATTON et Charles PÉRARD

Maître de conférences
de biologie générale
à la Faculté des Sciences
de Strasbourg.

Vétérinaire sanitaire
de la Seine,
Attaché à l'Institut Pasteur
de Paris.

LES NICOLLELLIDÆ

Infusoires intestinaux des Gondis et des
Damans

ET LE " CYCLE ÉVOLUTIF " DES CILIÉS

SOMMAIRE :

	Pages
AVANT-PROPOS.	88
LES NOTES ET LEURS PARASITES	90
Le gondi, p. 90. — La faune intestinale du gondi, p. 91. — Les ciliés du gondi, p. 92. — Les damans, p. 93. — Les ciliés des damans.	93
ETUDE DESCRIPTIVE DES GENRES ET DES ESPÈCES.	94
GENRE NICOLLELLA ; <i>Nicollella ctenodactyli</i> , p. 94. — Forme, orientation, dimensions, p. 94. — Gouttières, ori- fice, cavités, p. 95. — Ciliature, p. 96. — Ectoplasme, structure de la gouttière préorale, p. 96. — Les fibrilles sidérophiles ou myonèmes, p. 97. — Endoplasme, p. 98. Noyaux, p. 98. — Scissiparité, petites formes, p. 99. Con- jugaison, p. 100. — Anomalies de la conjugaison, p. 102. — Petites formes non conjuguées, p. 102. — Formes de résis- tance	102
GENRE COLLINELLA ; <i>Collinella gundii</i> , p. 102. — Forme, orientation, dimensions, p. 102. — Gouttières, orifices, cavités, p. 103. — Ciliature, p. 103. — Fibrilles sidérophiles ou myonèmes, p. 104. — Endoplasme, p. 104. — Noyaux, p. 105. — Scissiparité, petites formes, p. 105. — Conjugai- son, p. 107. — Fusion des ébauches macronucléaires, p. 108. — Anomalies de la conjugaison, p. 111. — Petites formes non conjuguées	111
<i>Collinella</i> sp. de <i>Procavia capensis</i>	112
GENRE PYCNOTHRIX ; <i>Pycnothrix monocystoides</i> , p. 113. — Le <i>Pycnothrix monocystoides</i> d'après SCHUBOTZ, p. 113. — Le <i>Pycnothrix</i> de <i>Procavia Brucei</i> (matériel BRUMPT), d'après nos propres observations.	115
Cilié indéterminé de <i>Procavia capensis</i>	118

ETHOLOGIE DES NICOLLELLIDÆ	118
Siège et répartition dans l'intestin, p. 119. — Nutrition	120
ORIGINE ET ÉVOLUTION DES CARACTÈRES ANATOMIQUES EN RAPPORT AVEC L'ÉTHOLOGIE	121
Les caractères anatomiques familiaux, p. 121. — Les caractères anatomiques originels, p. 122. — L'évolution éthologique, p. 124. — L'évolution anatomique, p. 124. — Les perturba- tions mécaniques de la scission, p. 126. — L'équilibre impar- fait.	127
DISCUSSION DU « CYCLE ÉVOLUTIF »	128
LE « CYCLE ÉVOLUTIF » DES CILIÉS LIBRES, p. 128. — Les données de MAUPAS, p. 128. — Interprétation des données de MAUPAS, p. 128. — Les travaux postérieurs à MAUPAS, p. 132. La « sénescence » et ses relations avec la conjugaison et l'en- domyxie, p. 132. — Les effets de la conjugaison, p. 234. — Le déterminisme de la conjugaison, p. 137. — Le détermi- nisme de l'enkystement; ses relations avec l'endomyxie, p. 137. — Réflexions.	138
LE « CYCLE ÉVOLUTIF » DES CILIÉS PARASITES	139
LE « CYCLE ÉVOLUTIF » DES NICOLLELLIDÆ, p. 141. Les conditions de la culture intestinale, p. 141. — La multipli- cation d'état et la multiplication de crise; le rôle de la con- jugaison.	143
POSITION SYSTÉMATIQUE DES NICOLLELLIDÆ.	144
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE	146
EXPLICATION DES PLANCHES.	

AVANT-PROPOS

En octobre 1913 M. le docteur ROUX, directeur de l'Institut Pasteur de Paris et M. le docteur CHARLES NICOLLE, Directeur de l'Institut Pasteur de Tunis, chargeaient l'un de nous d'une mission de recherches dans le Sud-Tunisien sur l'étiologie du Bouton d'Orient.

A cette étude dont il avait jeté les bases, CH. NICOLLE nous conseillait de joindre celle de la toxoplasmose du gondi, qu'il avait découverte en 1907, en cherchant chez ce rongeur le virus de la leishmaniose cutanée.

Une première mission en 1913, qui n'avait été qu'une prospection, fut suivie d'une seconde en 1914, que la guerre interrompit. Les résultats en ont été publiés dans une série de mémoires que celui-ci continue et qui n'est pas close.

Ce travail a pour origine la découverte chez le gondi de deux

ciliés parasites, dont nous faisons connaître d'une manière précise et détaillée la structure et l'évolution ⁽¹⁾. Ils sont le noyau d'une famille nouvelle d'holotriches à laquelle nous rattachons avec certitude un parasite intestinal des damans, forme très aberrante, incomplètement comprise et jusqu'ici tout à fait isolée et flottante dans les classifications, le *Pycnothrix monocystoides* SCHUBOTZ (1908).

Nous avons pu reprendre nous-mêmes l'étude de ce parasite grâce à M. le professeur BREMPT qui l'avait recueilli en 1901 chez un daman d'Abyssinie et qu'il a très aimablement mis à notre disposition.

C'est donc l'étude de trois genres, formant une famille nouvelle, que nous présentons ici. Leur intérêt majeur est qu'ils constituent trois jalons d'une évolution remarquable qui conduit du type holotriche normal à des formes extrêmement modifiées, non seulement dans leur statique, mais aussi dans leur cinématique; le processus fondamental, si simple et si général, de la scission transversale des ciliophores y est profondément dénaturé.

Dans l'existence de parasites si voisins, chez des hôtes aussi éloignés phylogénétiquement que le sont les Ciénodaactylides et les Hyracoides, nous voyons la conséquence de l'identité complète de mœurs, de régime et d'habitat que présentent ces mammifères.

L'interprétation et la sériation des formes et des phases de leur évolution nous a imposé un examen critique préalable, général quoique très raccourci, de la notion de « cycle évolutif » chez les ciliés, et des principaux travaux expérimentaux sur la conjugaison.

La question qui se pose là est de savoir si les Ciliés libres ou parasites évoluent suivant un cycle prédéterminé, rigoureusement ordonné, fatal, indépendant des conditions extérieures, ou si, au contraire, les phases de ce cycle sont conditionnées dans leur apparition et leur succession, par l'action du milieu.

Institut zoologique de l'Université de Strasbourg.

15 mai 1920.

(¹) Nous avons brièvement décrit ces deux genres dans une note préliminaire (1919).

LES HOTES ET LEURS PARASITES

Le Gondi. — Le Gondi (Goundi des Arabes), *Ctenodactylus Gundi* (PALLAS), est le type d'une petite famille de rongeurs actuellement localisés au continent africain. TROUESSART (1905), avec la plupart des auteurs, les range dans les Hystriehomorphes et leur reconnaît des affinités avec les *Octodontidae* sud-américains. Cependant TULLBERG (1899) en fait des Sciurognathes Myomorphes, mais leur assigne une place très à part dans ce groupe.

Outre le genre *Ctenodactylus*, la famille comprend les genres *Massoutiera* et *Pectinator*. Le type des *Massoutiera*, *M. Mzabi* a été découvert à Gardaia dans le sud-algérien par LATASTE (1881). Une autre espèce vit au Sénégal. Le genre *Pectinator* est propre au pays Somali.

Le genre *Ctenodactylus* a trois espèces :

C. Gundi (PALLAS), décrit par ROTHMANN et par PALLAS dès 1778, s'étend dans tout l'atlas saharien, des Ksours oranais à la Tripolitaine au delà de laquelle on ne le retrouve plus vers l'est.

C. Massoni GRAY de l'Afrique australe, longtemps confondu avec *C. Gundi*, en a été distingué par LATASTE (1881).

C. Vali OLFIELD THOMAS (1902) a été décrit d'après des exemplaires rapportés par WHITAKER de la région de la Tripolitaine en bordure du désert de Lybie à la latitude de Benghazi.

En Tunisie les exemplaires nombreux que nous avons eus entre les mains se rapportaient tous, quelque soit leur provenance, à l'espèce *C. Gundi*, même ceux de Tataouine dont le djebel fait déjà partie du système orographique tripolitain. Le gondi existe dans toutes les rocailles des montagnes ou des collines de la zone sub-saharienne ; sa limite nord paraît être à peu près le parallèle de Tebessa, sa limite sud n'est pas fixée, que nous sachions.

Les mœurs du gondi ont été bien décrites par BREHM (1877) mais c'est LATASTE qui a mis en lumière les traits dominants de son éthologie, et en particulier la corrélation qui existe entre sa morphologie et son habitat exclusivement saxicole. Il a fait justice de l'erreur de GERVAIS qui présentait le gondi comme un animal fouisseur, et il a montré que la conformation de ses

extrémités lui interdit de gratter tandis qu'elle est spécialement adaptée à l'escalade.

En fait le gondi du gondi est toujours une cavité préexistante dont il est incapable de modifier l'état. Il abonde dans les éboulis, les ruines (Ksour des Matmata et de Tataouine). Il a colonisé rapidement les ouvrages en pierres sèches de la ligne du chemin de fer du Seldja. Mais on ne le trouve pas là où le rocher n'est ni désagrégé ni anfractueux.

LATASTE insiste encore sur ce que le gondi est aussi inhabile à ronger qu'à gratter. Aussi son régime est-il herbivore beaucoup plus que granivore. Les nombreux examens du contenu intestinal de gondis tués au fusil, ou récemment capturés, nous ont toujours montré un magma d'herbes triturées, et jamais une purée farineuse comme celle que contient l'intestin des Muridés. En somme le régime du gondi est sensiblement le même que celui du lièvre ou du cobaye, et il se traduit comme chez ces animaux, par le grand développement du cæcum.

La flore dont le gondi tire sa nourriture est certainement un des facteurs de sa localisation stricte à la zone subsaharienne. Les autres facteurs, extrêmement importants aussi, de sa localisation sont d'ordre thermique et hygrométrique. En liberté, le gondi passe des heures entières juché sur une pierre en plein soleil; sa fourrure est sèche et touffue. En captivité, même dans les meilleures conditions, ses poils s'agglutinent et se plaquent à la peau.

Les gondis vivent dans leurs repaires en petites colonies, peut être seulement par couples isolés. Ils y accumulent leurs excréments en une sorte de guano. Ils se reproduisent une fois par an en février. Les petits au nombre de un, deux ou trois naissent comme ceux des cobayes, couverts de poils et aptes à marcher.

La faune intestinale du gondi. — 1° Protozoaires. Dans l'estomac pas de Protozoaires. Dans l'intestin grêle fréquence d'une coccidie du genre *Eimeria* dont les ookystes mesurent 35 μ de diamètre. Quoique parfois très dense, l'infection ne paraît pas mortelle. Dans l'intestin postérieur une amibe du genre *Entamoeba*, et très probablement du type *coli*, dont nous ne connaissons pas les kystes; enfin les deux ciliés décrits ci-dessous *Nicollella ctenodactyli* et *Collinella gundii*.

2° Cestodes : Un ténia non identifié très commun dans l'intestin grêle.

3° Nématodes : Nous avons recueilli tous les nématodes que nous avons rencontrés chez le gondi, et les avons adressés à M. SEURAT. L'envoi a été égaré. A défaut de détermination de nos exemplaires nous donnons ici, d'après le travail de SEURAT (1918), la liste des parasites du cténodaectyle de Tunisie. Estomac : *Physaloptera tacapensis* SEURAT et *P. brevivaginata* SEURAT (*Ascaridæ*). Intestin grêle : *Nematodirus filicollis* (Rud.) (*Trichostrongylidæ*). Intestin postérieur : *Syphacia hilgerti* SEURAT (*Oxyuridæ*) et *Seuratium tacapense* (SEURAT) (*Heterakidæ*).

Protophytes : pas de formes caractéristiques comme le sont du lapin : la levure *Saccharomycopsis guttulatus* ou du cobaye : l'oscillariée incolore *Oscillospira Guilliermondi*.

Les ciliés du gondi. — *Nicollella ctenodaetyli* et *Collinella gundii* se rencontrent, la première chez 60 0/0 environ des gondis, la deuxième chez 80 0/0. Celle-ci est aussi toujours plus abondante. Les deux formes sont localisées au cæcum et à la portion antérieure du gros intestin, *Nicollella* dans le côlon seulement (30-35 premiers centimètres), *Collinella* dans cette même portion et dans tout le cæcum. Elles se présentent là sous des formes variées, échelonnées suivant un ordre constant. Nous reviendrons en détail sur ces faits au chapitre de l'éthologie. Disons seulement ici, comme préambule à la partie descriptive, qu'il y a à distinguer dans chacun des parasites, d'une part de grandes formes végétatives, et d'autre part des formes moyennes et petites parmi lesquelles se trouvent les conjugants.

Quand l'infection est peu intense elle ne se décèle qu'à l'examen microscopique. Mais quand elle est très dense, ce qui n'est pas très rare, elle est apparente dès l'ouverture de l'abdomen. Le cæcum et l'intestin qui, à l'état normal, ont la teinte brun verdâtre du contenu, sont alors lactescents, et la muqueuse en est comme guillochée; ceci est dû à ce que les replis valvulaires sont visibles par transparence. Étalée, la muqueuse est entièrement revêtue d'une couche finement villeuse, et du fond des replis valvulaires sourd une sorte de sanie grenue. Tout cela est formé par l'accumulation des infusoires. Dans ces cas l'intestin et le cæcum sont moins turgides que d'ordinaire et plus ou

moins fripés. L'infection à ce degré n'est pas sans troubler les fonctions digestives de l'hôte. C'est un cas comme celui que nous venons de décrire qui, dès nos premières autopsies, nous fit découvrir ces parasites.

Les damans. — Les *Hyrax* ou *Procavia*, comme les *Ctenodactylidæ* ont embarrassé les classificateurs. Rangés d'abord dans les rongeurs, puis à côté des marsupiaux (OKEN) classés par CUVIER dans ses pachydermes, errant ensuite aux confins de ce groupe, ils constituent maintenant un ordre autonome d'ongulés, les *Hyracoidea* (MAX WEBER 1904). Ils n'auraient donc rien de commun, phylogénétiquement, avec les gondis; mais ils s'en rapprochent par leur éthologie d'une manière complète. Ce sont des animaux xérophiles, héliophiles, saxicoles, grimpeurs et herbivores. Leur répartition géographique est à peu près celle des *Ctenodactylidæ*; les quelques 14 espèces qui constituent le genre sont localisées à l'Afrique et à l'Asie Mineure. On les trouve en Afrique australe, au Sénégal, en Abyssinie, en Syrie, en Arabie et, fait intéressant, en Afrique Mineure. Le *Procavia Bounhioli* KOLLMANN (1912) du Sahara algérien doit y être au contact des peuplements de Gondis.

Deux espèces nous intéressent spécialement ici comme hôtes de ciliés : *Procavia capensis* (PALLAS) de l'Afrique du sud, et *Procavia Brucei* GRAY de l'Abyssinie (Harar BRUMPT). Le grand daman de l'Abyssinie, *Procavia abyssinica luteogastra* GRAY, ne serait pas infecté (BRUMPT).

Les ciliés des damans. — Chez *Procavia Brucei* BRUMPT (en avril 1901) et chez *Procavia capensis* SCHUBOTZ (1908), ont trouvé le *Pycnothrix monacystoides* SCHUBOTZ. Cet auteur a vu en outre, associés au *Pycnothrix*, deux ciliés dont l'un est certainement une *Collinella*; l'autre n'est pas identifiable. Nous ne savons rien de leur fréquence.

SCHULTZE qui a recueilli le matériel étudié par SCHUBOTZ l'aurait extrait de l'intestin grêle du daman du Cap. BRUMPT n'a pu nous renseigner sur la localisation exacte du *Pycnothrix* de *Procavia Grayi*. Nous n'acceptons pas comme définitif le renseignement donné par SCHULTZE, et ceci pour trois raisons : 1° l'existence de ciliés dans l'intestin grêle d'un mammifère est une exception qui mérite confirmation ⁽¹⁾; 2° parmi ces trois ciliés il y a une

(1) Tous les ciliés intestinaux des vertébrés, abstraction faite de ceux de la panse

Collinella qui chez le gondi est parasite du gros intestin ; 3° Les Hyracoides, seuls parmi les mammifères, possèdent au milieu du gros intestin un cæcum surnuméraire, qui a pu être confondu avec le véritable cæcum, et le segment compris entre ces deux cæcums a pu être attribué à l'intestin grêle. Nous reconnaissons qu'aucune de ces raisons n'est décisive ; aussi bien ne les produisons-nous que pour susciter une vérification du siège des *Pycnothrix*.

Nous n'avons pas cru devoir faire dans la littérature le relevé des parasites intestinaux des damans, autres que les Ciliés, que nous n'avons pas nous-mêmes observés. Il serait néanmoins intéressant de savoir si les affinités de leur faune intestinale avec celle des gondis se manifeste pour l'ensemble des parasites comme elle apparaît dans l'étroite parenté de leurs infusoires.

ÉTUDE DESCRIPTIVE DES GENRES ET DES ESPÈCES.

FAMILLE DES *Nicollellidæ* CHATT. ET PÉRARD. 1919

Nicollellidæ, CHATT. et PÉRARD 1919, p. 10-17.

Genre type de la famille :

Genre *Nicollella* CHATT. et PÉRARD 1919 ⁽¹⁾

Nicollella CHATT. et PÉRARD 1919 ; p. 10-17 : fig. 1.

Espèce type du genre :

Nicollella ctenodactyli CHATT. et PÉRARD 1919

Nicollella ctenodactyli CHATT. et PÉRARD 1919 ; *loc. cit.*

Type de l'espèce parasite dans le cæcum et le gros intestin de *Ctenodactylus Gundi* (PALLAS) ; Metlaoui, sud-tunisien ; toute l'année (fig. 2-27).

Forme, orientation, dimensions. — *Nicollella* au maximum de sa taille à la forme fondamentale, en réalité très altérée, d'un

des ruminants, sont des parasites du gros intestin. Il y a lieu de rappeler que c'est aussi dans le cæcum qu'ont été rencontrées les cinq espèces des genres *Balantidium*, *Entolimum*, *Cyathodinium* que NEIVA, DA CUNHA et TRAVASSOS (1914) ont découvertes chez l'*Aperea* (*Cavia aperea* ERXL) le cobaye sauvage du Brésil, qui est aussi un herbivore

(1) Dédie à CH. NICOLLE, directeur de l'Institut Pasteur de Tunis.

ovoïde allongé (fig. 2-3), à gros bout antérieur. Celui-ci est défini comme tel, anatomiquement, par l'origine de la gouttière préorale, homologue du péristome des autres ciliés, mais comparable surtout aux péristomes en gouttière étroite et linéaire de certains *Uronema*, des *Dileptus*, des *Spirostomum*, etc. Le siège de la vacuole pulsatile et de son orifice, qui est en même temps un cytophyge, à l'extrémité opposée du corps, désigne celle-ci comme postérieure.

Physiologiquement, le gros bout est défini comme antérieur par le sens de la progression, ou plutôt par le sens des ondes ciliaires, qui s'éloignent de cette extrémité; la progression est en effet très réduite chez ces ciliés, et ne se manifeste, croyons-nous, que lorsque l'animal est dérangé. Sans parler de fixation ni même d'adhérence, nous insistons sur ce que tous les parasites, d'une manière constante, ont leur gros bout au contact de la muqueuse ou dirigé vers elle.

La face parcourue par la gouttière préorale, à l'extrémité postérieure de laquelle se trouve la bouche, est la face ventrale. Toute sa moitié antérieure est à profil rectiligne, mais elle n'est nullement aplatie, ce que prouvent les coupes transversales (fig. 4 et 5).

Ces grandes formes végétatives mesurent jusqu'à 550 μ de long sur 150 μ de large.

Gouttières, orifices, cavités. — La gouttière préorale décrit du pôle antérieur à la bouche, située à l'équateur du corps, une courbe à grand rayon, à concavité gauche (fig. 3 *g. p.*). C'est un sillon à profil aigu, taillé obliquement de droite à gauche dans l'épaisseur de l'ectoplasme. Par suite de cette obliquité, sa lèvre gauche est aiguë et recouvrante, sa lèvre droite obtuse. Mais ni l'une ni l'autre ne sont saillantes. La profondeur de la gouttière augmente d'avant en arrière (fig. 4 et 5).

La fente buccale ou cytopharyngienne qui la termine, est une profonde dépression de son fond, dont l'axe est normal au sien. Elle pénètre donc le corps de droite à gauche, à la limite de l'ectoplasme et de l'endoplasme (fig. 5 *b*).

Au pôle postérieur se trouve une poche de volume variable (fig. 2, 3, 6 *v. e.*) que nous n'avons pas vu se contracter. Ce ne peut être que la vacuole excrétrice. Elle débouche par une longue fente (fig. 8) entre deux lobes arrondis comme ceux d'un

gland pénial. Le méat de ce gland est dans un plan perpendiculaire au plan de symétrie du corps, c'est-à-dire frontal. Il n'y a, s'ouvrant dans la poche, ni canalicules excréteurs, ni vacuoles accessoires.

Ciliature. — Elle est du type holotriche pur. Les cils qui s'insèrent sur les crêtes des lèvres de la gouttière préorale, et ceux qui revêtent les lobes postérieurs, sont à peine plus développés qu'ailleurs. Ils ne sont nulle part agglutinés en membranelles. Ils sont implantés sur des lignes très rapprochées formant une double striation longitudinale et transversale, la première seule fondamentale (fig. 7 et 8). La disposition du système ciliaire, et ses rapports avec la gouttière, sont conformes au schéma général (BÜTSCHLI 1889), et en particulier au diagramme que cet auteur (1887) a donné de ces rapports pour les différentes situations de la bouche en rétrogradation. Il n'y a qu'un revêtement ciliaire très court sur l'abrupt des lèvres de la gouttière et qui n'en atteint d'ailleurs pas le fond. Il fait défaut dans le cytopharynx.

Le mouvement ciliaire produit des ondes qui parcourent le corps d'avant en arrière, sans jamais amener un déplacement rapide de l'infusoire. Lorsque celui-ci est en état de souffrance, ces ondes s'accroissent beaucoup.

Ectoplasme, structure de la gouttière préorale et du méat excréteur. — Le grand développement de l'ectoplasme au pôle antérieur et dans la région préorale, et son individualité par rapport à l'endoplasme, sont parmi les caractères les plus saillants des *Nicollellidæ*.

Il est formé de trois lames (fig. 4, 5, 6, 9) : une externe, de structure homogène, de 2 μ environ d'épaisseur, qui contient les grains basaux des cils ; une lame interne, encore plus mince que la lame externe et qui n'est peut-être qu'une surface de contact ; une lame moyenne épaisse, de structure finement alvéolaire et striée normalement à sa surface. Il semble que ces stries ne sont autre chose que des racines ciliaires, mais il ne peut y avoir à cet égard de certitude absolue. Cette lame moyenne est d'épaisseur très inégale suivant les régions du corps. Elle a 70 μ au pôle antérieur ; de là elle diminue progressivement dans tous les sens, sauf sur la face ventrale, où elle a, jusqu'au niveau de la bouche, une épaisseur de 20 μ . Au des-

sous de la bouche, elle devient brusquement extrêmement mince, sinon virtuelle, comme dans tout l'hémisphère postérieur. Là, la lame externe et la lame interne semblent être au contact. Le plastron ectoplasmique ventral s'amincit progressivement sur les faces latérales (¹).

Au niveau de la gouttière préorale, la lame ectoplasmique moyenne fait complètement défaut (fig. 4). La lame externe s'infléchit sur l'abrupt des lèvres et vient au fond du sillon au contact de la lame interne. L'abrupt des lèvres, vu de face, présente une palissade très régulière de fibres ou de bâtonnets très colorables (fig. 10). Ces bâtonnets nous paraissent représenter quelque chose d'analogue à ceux de la nasse pharyngienne des holotriches gymnostomes, qui sont également sidérophiles, si l'on en juge d'après ce que H. N. MAIER (1903) a vu de ces éléments chez *Prorodon teres*.

Aux cils de la face externe de la lèvre droite, qui ne sont cependant pas plus développés que ceux de la lèvre gauche, correspondent de très longues racines (fig. 5). Elles traversent non seulement l'ectoplasme, mais elles se prolongent très loin dans l'endoplasme. Cet allongement est maximum au niveau de la bouche; il diminue progressivement vers le pôle antérieur. Nous retrouverons une disposition tout à fait homologue chez *Collinella* et chez *Pycnothrix*.

La lame ectoplasmique externe se réfléchit dans le méat excréteur, qu'elle revêt entièrement, puis elle s'étale en pavillon, dont les bords, en certains points, viennent affronter par sa face interne l'ectoplasme de la surface générale, délimitant ainsi dans le pôle postérieur une sorte d'espace annulaire (fig. 2 et 6). C'est dans ce pavillon qu'est située la vacuole excrétrice. Dans toute cette région les racines ciliaires sont très développées et se prolongent dans l'ectoplasme en faisceaux irréguliers.

Les fibrilles sidérophiles dites « myonèmes ». — Dans toute la région antérieure du corps, jusqu'à la bouche, il existe, sous la lame ectoplasmique interne, intimement appliquées contre elle, ou se confondant avec elle, des fibres sidérophiles circulaires, semblables à celles que, chez beaucoup de ciliés, l'on considère comme des myonèmes (fig. 4 et 5). Si nous ne les donnons pas

(¹) Voir pour les homologues de ces zones p. 114-115.

catégoriquement comme tels, c'est que nous n'avons pas la preuve de leur contractilité. Elles prennent leur origine sur le fond de la gouttière préorale et s'étendent jusqu'à la face dorsale, formant chacune, dans un plan transversal, un cercle complet ou interrompu dorsalement. Elles sont tout à fait indépendantes des stries transversales d'insertions ciliaires. Les espaces qui les séparent équivalent à celui occupé par quatre ou cinq de ces stries et leurs intervalles.

Il y a une corrélation étroite entre ces fibrilles et la gouttière préorale, puisqu'elles font complètement défaut au delà de celle-ci.

Endoplasme. — Il comprend une couche de fines alvéoles sous-jacentes à l'ectoplasme, et une masse centrale de cytoplasme de texture beaucoup plus grossière et hétérogène. Les vacuoles avec ou sans contenu figuré y abondent. Certaines contiennent des ingesta volumineux (ookystes coccidiens ou petits individus de l'espèce elle-même, fig. 3 et 5).

L'aspect de l'endoplasme varie d'ailleurs avec le régime alimentaire de l'hôte. Quand les gondis sont bien nourris, l'endoplasme est tellement chargé de granulations que la silhouette du noyau est masquée. Cet aspect s'obtient facilement en fournissant aux gondis des amylacés (orge, pain). Normalement, chez les gondis nourris d'herbes, l'endoplasme est assez translucide pour laisser voir le noyau, mais il est cependant toujours plus sombre que l'ectoplasme.

Noyaux. — Le N a la forme d'un ellipsoïde allongé, ou même d'un cylindre à bouts arrondis mesurant de 60 à 80 μ de long sur 30 à 35 de large. Il est rectiligne ou incurvé. Dans un petit nombre d'individus (nous parlons des grandes formes), il y a deux N subsphériques égaux chacun à la moitié d'un noyau unique.

In vivo, le N ne montre aucune différenciation structurale. Au contact des solutions hypotoniques il se résout en une infinité de fins granules. Chez les infusoires colorés en masse à l'hématoxyline au fer, il se teinte d'une manière intense et paraît absolument homogène. Mais sur les coupes minces colorées de la même façon il paraît constitué par une masse fondamentale finement granuleuse creusée de vacuoles contenant des blocs également sidérophiles plus ou moins volumineux

(fig. 5). Il est entouré d'une membrane résistante qui s'en décolle souvent sous l'action du fixateur. C'est bien une membrane propre. Dans les frottis ou dans les préparations à l'état frais, où les N sont fréquemment expulsés sous l'effet de la compression, on en voit un certain nombre se vider de leur contenu qui s'échappe de leur membrane comme d'une capsule.

Le *n* est sphérique de 10 μ environ de diamètre, toujours, au repos, dans une échancrure du N. Il est constitué par une vésicule centrée par un caryosome compact et de la chromatine périphérique appliquée contre la membrane nucléaire. Tel, il a l'aspect d'un protokaryon.

Le complexe nucléaire occupe dans l'endoplasme une situation quelconque et certainement variable suivant les courants de cyclose.

Dans les grandes formes à deux N, il n'y a qu'un seul *n*.

Scissiparité, petites formes. — Malgré le grand nombre d'individus de toutes tailles contenus dans nos préparations, ou examinés sur le vif, nous n'avons rencontré que de rares images de division chez les grandes formes. La figure 11 représente la scission d'une forme moyenne. Le N et le *n* sont déjà scindés; l'étranglement équatorial est ébauché, et la calotte ectoplasmique antérieure de l'individu postérieur est indiquée par l'épaississement de l'ectoplasme autour du sillon de constriction. La nouvelle bouche de l'individu postérieur n'apparaît pas encore, non plus que le cytophyge de l'individu antérieur. La scission est rigoureusement transversale.

Nous considérons les formes qui mesurent de 250 à 350 μ comme procédant d'une semblable scission binaire transversale égale ou subégale de grands individus. Elles n'en diffèrent point. Mais au-dessous de 250 μ la silhouette se modifie. En raison de ce que les scissions se succèdent sans croissance compensatrice la longueur diminue; le parasite prend la forme d'un ovoïde trapu à bout antérieur plus effilé que le postérieur, ce qui tient surtout à l'effacement des lobes qui prolongeaient ce bout (fig. 11-27). La vacuole excrétrice, son méat et son pavillon n'en existent pas moins.

La taille peut s'abaisser ainsi par scissions successives jusqu'à 70 μ de long sur 40 μ de large, c'est-à-dire jusqu'au septième de la longueur et aux deux septièmes de la largeur des plus

grandes formes. Chez les individus présentant les dimensions ci-dessus, le *N* sphérique mesurait de 12 à 15 μ (fig. 27).

La structure reste la même que dans les grandes formes. Cependant l'endoplasme a ici la texture finement et uniformément alvéolaire qui est celle du plasma cortical des grandes formes. Il ne montre que rarement des vacuoles et ne contient jamais d'inclusions solides. Il semble donc que ces petits individus ont perdu la capacité de se nourrir par ingestion. Le cône fibrillaire oral est particulièrement visible (fig. 12, 18, 23, 26).

Semblable abaissement de la taille marquant la dégénérescence (scénescence, dépression), ou conduisant à la conjugaison est chose commune, sinon générale, chez les ciliés, mais il n'atteint le degré que nous lui voyons ici que chez les parasites. Nous reviendrons sur ce phénomène dans le chapitre du cycle évolutif.

Conjugaison. — Nous ne l'avons vu intervenir qu'entre de petites formes, ne mesurant pas plus de 100 à 110 μ sur 60 à 70 μ . Elle est très rare chez les toutes petites formes, qui paraissent peu aptes à se conjuguer. La conjugaison est nettement liée à l'abaissement de la taille, car dans toutes les préparations contenant de petites formes on en trouve toujours un plus ou moins grand nombre en voie ou en fin de zygose.

Le matériel ne se prête pas à une étude précise de la maturation, à cause de l'impossibilité de compter les chromosomes. Les caryodiérèses sont comme chez tous les ciliés du type méso-mitotique. La figuration de tous les stades nous permettra d'être brefs dans la description, pour laquelle nous userons de la nomenclature de MAUPAS (1889).

Stade A (fig. 13-14). — Micronucleus gonflé, à caryosome dissocié en blocs chromatiques. Dans un seul cas nous avons compté six de ces blocs accouplés deux par deux. Si ce sont bien des chromosomes ils seraient en même nombre que chez *Collinia branchiarum*. Nous n'avons pas vu avec certitude le stade « à facies de synapsis » ou « en parachute » et la prophase unipolaire observés chez cette espèce (B. COLLIN 1909, BRUMPT 1913) et dont l'existence apparaît comme de plus en plus générale chez les ciliés (CALKINS 1919).

Le stade A est atteint et même dépassé (deux *n* en activité) chez des individus isolés. La fréquence des isolés à micronucleus

gonflé (fig. 13), nous persuade que le signe nucléaire de la conjugaison peut précéder l'accouplement. Dans la syzygie les conjoints sont en contact intime par leurs faces orales. Ils sont parfois de tailles très différentes (fig. 17) et dans ce cas, leurs évolutions nucléaires sont asynchroniques.

Stades B et C (fig. 15-16). — Des quatre n produits par les deux divisions de maturation, l'un reste beaucoup plus volumineux que les autres ; c'est le noyau sexuel. Il offre cette particularité de s'engager toujours d'une manière précoce dans le cône fibrillaire préoral (fig. 16) (1).

Stades D et E. (fig. 18-19). — C'est dans ce cône qu'il se dédouble. Ce stade est d'une extrême rareté eu égard à la fréquence du précédent. Il est certain que, chez ces formes, le dédoublement est suivi d'une rétrogradation du pronucleus femelle. Les deux pronuclei sont d'ailleurs bien différenciés par leur taille (fig. 18).

Nous n'avons pas vu la caryogamie (stade E). La séparation des conjoints doit la suivre de très près, car au stade F les individus sont toujours isolés (fig. 19). Le synkaryon se distingue bien des trois n de réduction, dont la résorption est très lente. Ceux-ci peuvent se retrouver aux stades G/1 et même G/2, dont ils compliquent l'interprétation.

Le N disparaît aux stades D et E, laissant un amas de poussière chromatique (fig. 18).

Stades F et G. — Le synkaryon donne deux (fig. 20-21-22), puis quatre (fig. 23) noyaux fils ; mais les deuxième mitoses ne sont pas synchrones ; on trouve généralement un fuseau et deux n au repos, de taille inégale. L'un en dégénérescence, est de rebut, l'autre est le n définitif. Quant au fuseau il donne les deux ébauches macronucléaires (fig. 22-23).

Stade H. — Le n de rebut a disparu, le n définitif a sa taille et sa structure normales. Les ébauches macronucléaires sont tout d'abord identiques aux n en anaphase : vésicules à spirème ou à granulum chromatique central, entouré d'un espace clair (fig. 24). Ces vésicules se combient par diffusion ou pulvérisation de cette masse centrale et deviennent des noyaux massifs, sphériques, à structure réticulée (fig. 25). Ils sont le plus souvent très rapprochés, en contact intime et finissent par se fusionner, formant ainsi le N définitif (fig. 26).

Le *n*, presque toujours engagé d'avance dans le sillon de tangence, se trouve, après la fusion, enclavé dans la région équatoriale du *N* ; mais ces rapports peuvent se modifier dans la suite.

Cette fusion des ébauches macronucléaires, qui n'est pas générale chez les ciliés, se produit également chez *Collinella*, où nous l'étudions plus en détail.

Anomalies de la conjugaison. — 1° Asynchronisme de l'évolution nucléaire dans les deux conjoints ; 2° persistance des *n* de réduction jusqu'au stade *G*, ou leur disparition précoce dès les stades *D* ou *E* ; 3° production d'un seul *n* après la division du synkaryon, ou d'une seule ébauche macronucléaire ; 4° fusion très tardive ou défaut de fusion des ébauches macronucléaires, d'où l'existence d'individus à deux *N* sphériques qui sont de moitié plus petits que les *N* normaux.

Petites formes non conjugantes. — Toutes les formes dont la taille s'abaisse au dessous de 120 μ entrent-elles en conjugaison ? ou les bipartitions peuvent-elles se poursuivre sans zygose ? Quelle est dans l'un ou l'autre cas leur destinée ? Ces questions se posent aussi à propos de *Collinella* et avec plus d'éléments d'information. Nous les examinerons dans la discussion du cycle évolutif des *Nicollellidæ*.

Formes de résistance. — Elles nous sont inconnues aussi bien chez *Nicollella* que chez *Collinella*.

Genre Collinella. CHATT. et PÉRARD, 1919.

Collinella CHATT. et PÉRARD, 1919 ; p. 40-47 ; fig. 2.

Espèce type du genre :

Collinella Gundii CHATT. et PÉRARD. 1919.

Collinella Gundii CHATT. et PÉRARD, 1919 ; loc. cit.

Type de l'espèce : parasite dans le cæcum et le gros intestin de *Ctenodactylus Gundii* (PALLAS) ; Metlaoui, Sud-tunisien ; toute l'année (fig. 28-60).

Forme, orientation, dimensions. — La forme est beaucoup plus élancée que chez *Nicollella*, la différenciation des pôles

plus accusée, l'un étant tout à fait arrondi, l'autre aigu (fig. 28-29). C'est encore le pôle arrondi qui est antérieur, quoique la bouche occupe ici le pôle postérieur même. Elle n'en est pas moins en relation avec le pôle antérieur par la gouttière préorale.

La vacuole excrétrice est aussi postérieure, mais subterminale, comme déviée de sa situation primitive par la bouche.

La face ventrale parcourue en ligne méridienne par la gouttière préorale, est aussi de profil subrectiligne, et se distingue par là des autres faces, comme d'ailleurs par l'épaisseur de son ectoplasme (fig. 28).

Les plus grandes de ces formes mesurent de 550 à 600 μ de long, sur 100 μ de large.

Leurs rapports avec l'épithélium intestinal sont les mêmes que chez *Nicollella* ; même locomotion réduite.

Gouttière, orifices, cavités. — Partie du pôle antérieur en droite ligne, la gouttière préorale, à partir du dernier tiers, s'infléchit vers la gauche et se termine sur la face gauche du pôle postérieur par la fente buccale. C'est le même sillon que chez *Nicollella*, taillé dans toute sa longueur dans le plastron ectoplasmique. Mais ce sillon est ici normal à la surface. Ses deux lèvres sont par conséquent égales (fig. 31).

La bouche est une fente comprimée dorso-ventralement, qui, vue de profil, paraît s'ouvrir dorsalement vers l'arrière, au-dessus d'un lobe saillant formé par l'extrémité du plastron ectoplasmique ventral (fig. 28). En réalité, elle est ouverte à gauche et elle s'enfonce de gauche à droite ; mais elle échancre nettement le profil postérieur. Elle paraît profonde, mais c'est là une illusion due à ce qu'elle est prolongée vers le haut par la gouttière préorale. Elle pénètre le corps beaucoup moins profondément que chez *Nicollella*.

Le cytoppyge s'ouvre en avant de la bouche, à gauche de la gouttière, par un canal qui, après un court trajet très oblique d'arrière en avant, débouche dans une vacuole excrétrice, située au-dessus de la bouche (fig. 28-32 et 33). Ni vacuoles accessoires, ni canalicules excréteurs. Le segment externe du canal vésiculaire est cilié.

Ciliature. — Exactement de même type que chez *Nicollella*

(fig. 30-34). Mais les cils sont plus longs et il n'y a pas de différence entre ceux des lèvres, ceux du pôle postérieur et ceux du revêtement général.

Ectoplasme, structure de la gouttière préorale. — Même structure fondamentale que chez *Nicollella*. Mais, les cils étant plus forts, leurs racines sont plus nettes et on ne distingue pas d'alvéoles entre elles. La calotte ectoplasmique antérieure est moins épaisse que chez *Nicollella* (20 μ au maximum) ; elle se prolonge ventralement jusqu'au pôle postérieur par le plastron déjà décrit et de même épaisseur qu'elle-même (fig. 28).

La gouttière préorale n'est pas de section triangulaire, mais trapézoïde, parce que ses lèvres ne s'affrontent pas au fond du sillon (fig. 31-32-33). La lame ectoplasmique externe n'est pas appliquée sur l'interne ; elle se soulève en une crête aussi longue que la gouttière elle-même. Elle forme d'une manière analogue une saillie de section en π sur l'abrupt droit de la gouttière. Sauf le long de ces saillies, la lame externe réfléchie porte des cils.

Chaque lèvre est soutenue, comme chez *Nicollella*, par une palissade de bâtonnets sidérophiles, qui, au lieu de s'affronter à angle aigu au fond du sillon, traversent la lame ectoplasmique interne et ne s'affrontent qu'assez profondément dans l'endoplasme, à la manière de chevrons. Fait intéressant, la lame de longues racines ciliaires de la lèvre droite de *Nicollella* se retrouve ici tout le long de la gouttière ; ces racines se prolongent dans l'endoplasme, au-delà de l'axe du corps, quelquefois jusqu'à la paroi opposée, comme une sorte de septum diamétral (fig. 31-32-35). Dans le tiers antérieur du corps, les fibrilles de ce septum convergent en éventail, dans les deux tiers postérieurs elles sont parallèles.

Il n'y a dans l'appareil excréteur rien de comparable à l'entonnoir-ectoplasmique de *Nicollella*.

Fibrilles sidérophiles dites « myonèmes ». — Ce sont les mêmes fibrilles sidérophiles que chez *Nicollella*, çà et là anastomosées, et montrant les mêmes rapports avec la gouttière. C'est dire qu'elles existent ici tout le long du corps (fig. 31-34).

Endoplasme. — Zone corticale plus nette que chez *Nicollella*. Endoplasme proprement dit de même structure, mais moins chargé de vacuoles et d'ingesta. Ces derniers ne sont jamais

que de fines particules. Variations de l'aspect de l'endoplasme suivant le régime alimentaire de l'hôte.

Noyaux. — Complexe nucléaire identique à celui de *Nicollella*. Il y a aussi des formes à deux N avec un seul *n*.

Scissiparité, petites formes. — Rare chez les grandes formes, la scissiparité est fréquente chez les moyennes et les petites. Elle s'annonce par deux signes qui ne sont pas constamment synchrones :

1° Le gonflement du *n*, la dissociation de son caryosome, comme pour la première mitose de maturation (fig. 36) ; mais ce gonflement est plus limité.

2° Une contraction très sensible du N à l'intérieur de sa membrane, dont il se décolle.

3° L'apparition à l'équateur du corps, sur la face dorsale, d'un épaissement ectoplasmique, bien visible seulement de profil, et qui est l'ébauche de la calotte ectoplasmique du futur individu postérieur (fig. 36-39-40). Ce signe est souvent plus précoce que les signes nucléaires, et il permet toujours de distinguer les individus qui vont se diviser des préconjugants.

Les cinèses micronucléaires végétatives sont plus frustes que les cinèses sexuelles, comme on le voit en comparant les figures 43 et 47. Ces différences sont de même ordre que celles observées par PRANDTL (1906) entre les scissions micronucléaires végétatives et les sexuelles chez *Didinium nasutum*. Ces différences sont d'ailleurs très générales.

Une particularité remarquable des phénomènes nucléaires de la scissiparité chez *Collinella* c'est l'évolution étroitement solidaire du N et du *n*, qui se comportent comme noyau et centrosome dans la métamitose. Le *n* en anaphase est intimement appliqué contre le N, et ses deux moitiés restent ainsi jusqu'à ce que, ayant contourné la masse macronucléaire, elles viennent en prendre les pôles (fig. 44-45-46). Elles sont encore souvent réunies à ce stade par leur tractus fusorial. Synchroniquement et comme soumis à une force émanée des *n*, le N s'étire sans remaniement structural interne (fig. 39-40). Dans certains cas cet étirement paraît s'effectuer très difficilement comme en témoigne son retard sur la scission cytoplasmique. Dans ce cas les *n* étroitement accolés aux pôles du N ont une taille exceptionnelle pour le stade de repos (fig. 38-47). Y a-t-il un

rapport entre leur masse et l'inertie macronucléaire ? quelle est sa nature ? Ou bien la taille des n annonce-t-elle la prophase d'une scission qui suivrait de très près celle qui est en cours ⁽¹⁾ ?

Le mode de scission cytoplasmique de *Collinella* n'est pas non plus banal. Le plan de scission, au lieu d'être transversal, sub-équatorial comme c'est la règle chez les ciliés (les péritriches exceptés) est ici sublongitudinal (fig. 37-38). La constriction qui s'ébauche tout d'abord au-dessus de l'épaississement ectoplasmique dorsal, au lieu de se poursuivre et de s'achever suivant le plan équatorial, progresse en écharpe, d'avant en arrière, jusqu'à la bouche, au-dessus du lobe ectoplasmique terminal ; tout cela comme si le plastron ectoplasmique ventral s'opposait au clivage. Le sillon de scission s'insinue entre la bouche et la vacuole pulsatile de sorte qu'il laisse, suivant la règle générale, la bouche à l'individu antérieur et le cytopype à l'individu

⁽¹⁾ De semblables rapports du N avec le n pendant la division n'ont été observés à notre connaissance que chez *Boveria subcylindrica* (STEVENS 1904). Mais là l'analogie avec un complexe mitotique est encore plus frappante parce qu'il se produit dans le N une répartition de la chromatine en une masse médiane, qui figure comme une sorte de plaque équatoriale, et deux masses coniques qui en représenteraient le fuseau. Mais il n'y a pas, d'après STEVENS, de différences entre la chromatine de la masse centrale et des masses polaires.

ROMPEL (1894) a bien décrit chez *Kentrochona nebalix* une sorte de mitose du macronucleus avec fuseaux polaires achromatiques et centrosomes ; mais DOFLEIN (1896) a démontré que ces centrosomes étaient en réalité deux des trois n qui existent chez cette espèce, et que le N se divisait tout à fait indépendamment d'eux. ROMPEL avait pris pour des figures de division les images du N au repos, qui est, comme celui de *Spirochona*, composé d'une masse chromatique entre deux cônes de substance achromatique ; et les rapports des centrosomes avec ce noyau qu'il avait figurés, ne correspondaient qu'à des positions fortuites des n , en dehors de tout phénomène de division. STEVENS n'en reconnaît pas moins que le n a quelque influence sur la division du N chez *Boveria*.

Ces faits n'étaient pas encore connus que déjà, et sur la base du simple dualisme nucléaire des ciliés, des cytologistes et des protistologues avaient émis l'hypothèse de l'origine, sinon de la nature micronucléaire, du centrosome des autres protistes et des métazoaires.

Nous ne ferons pas ici l'histoire de cette question que l'un de nous a déjà résumée (CHATTON 1910).

Il ne nous semble pas que ni le cas de *Boveria*, ni celui de *Collinella* puissent fournir de nouveaux arguments aux partisans, très rares aujourd'hui semble-t-il, de l'homologie micronucléus-centrosome. La liaison qui existe chez ces Ciliés entre le n et le N peut n'être que la conséquence d'une viscosité spéciale du cytoplasme, spéciale à ces deux formes. Cette propriété n'aurait de sens phylogénique que si *Collinella* et *Boveria* nous apparaissaient elles-mêmes comme les témoins d'une évolution qui aurait conduit des ciliés aux êtres à centrosome, ou de ceux-ci aux ciliés. Rien ne nous autorise à leur accorder une telle signification. C'est d'ailleurs là un ordre de questions où les hypothèses sont aussi faciles à faire qu'impossibles à justifier.

postérieur, chacun de ces individus reconstituant ce qui lui manque (¹).

Les deux individus issus d'une telle scission sont très dissimilaires. L'antérieur qui a conservé la longueur de l'individu initial a toute la moitié postérieure de son corps fortement entaillée sur la face dorsale. L'individu postérieur n'a que la moitié de la longueur de l'individu antérieur ; il est trapu sans entaille dorsale, et presque régulièrement ovoïde. On peut aisément distinguer dans les préparations les individus des deux catégories.

Nous ne savons pas si ces deux sortes d'individus se comportent différemment dans l'évolution du parasite. Il est certain que les individus « postérieurs » continuent à se diviser activement, et comme les pertes en longueur ne sont pas compensées par la croissance, ils se raccourcissent de plus en plus (fig. 39, 40, 41).

Les individus les plus petits issus de ces scissions répétées mesurent 120 μ sur 60 μ , c'est-à-dire le cinquième de la longueur et un peu plus de la moitié de la largeur des plus grandes formes. Ils en ont tous les attributs.

Conjugaison. — Elle suit essentiellement la même marche que chez *Nicollella*. Les stades qui se montrent rares (c'est-à-dire courts) chez la première forme font défaut chez la seconde.

Les conjuguants sont ici des formes moyennes, de 250 à 350 μ (fig. 47-48). Nous n'avons jamais vu de syzygies de petites formes, celles-ci étant cependant très nombreuses dans nos préparations. Les conjuguants sont soit égaux (fig. 47), soit inégaux (fig. 48). L'accouplement commence par les segments antérieurs des faces ventrales qui s'accolent ensuite sur toute leur longueur.

Stades A, B et C. — Gonflement du *n* beaucoup plus accusé que dans les scissions végétatives. Il s'éloigne du N. Pas de stade « synapsis » ou « en parachute » reconnaissable ; chromosomes non distincts. La figure 48 représente la première mitose de maturation. Au stade C (fig. 49) l'un des quatre noyaux, le noyau sexuel, est déjà précocement engagé, comme chez *Nicollella*, dans le champ fibrillaire en éventail sous-jacent

(¹) Voir pour l'interprétation de ces faits, p. 126-127.

au segment antérieur de la gouttière. Nous n'avons jamais vu ce noyau dédoublé (stade D) ni d'ex-conjugués à quatre noyaux (stade E), mais nous pensons que tout se passe là comme chez *Nicollella* ⁽¹⁾. La résorption du N doit se faire pendant ces phases. La lacune s'étend encore plus loin : elle nous prive des stades F et G où nous devrions assister aux deux divisions successives du synkaryon et de ses noyaux fils. Mais nous avons d'assez nombreux stades ex-conjugués qui montrent les produits de ces divisions (fig. 50, 51, 52) : deux *n* dont un de rebut et deux ébauches macronucléaires plus ou moins différenciées ; et de très nombreux stades à un seul *n* et à deux jeunes N (fig. 53).

La différenciation des ébauches macronucléaires s'effectue de la manière suivante : à l'anaphase de la dernière mitose, la chromatine est en fines granulations tassées au centre du noyau en une masse sphérique qui laisse entre elle et la membrane nucléaire un espace vide (fig. 51). Cet espace se comble progressivement par extension de la masse centrale. Au fur et à mesure que celle-ci se développe, ses granulations se fondent dans la substance fondamentale, de sorte que la vésicule comblée est de structure homogène, faiblement chromatique (fig. 52). En son centre se voit un gros caryosome dans une auréole claire. Nous n'avons pas pu reconnaître l'origine de cette formation qui est si précise, si constante, qu'elle paraît être comme un micronucléus dans le macronucléus (fig. 52, 53, 54). Elle est capable de se diviser ou de bourgeonner dans le noyau (fig. 55, 56, 57, 58). Ces divisions sont toujours parfaitement synchrones et symétriques dans les deux ébauches. Il en résulte des microsomes de plus en plus nombreux, auréolés. La masse fondamentale est finement granuleuse et reste très longtemps achromatique. Elle est enfermée dans une membrane bien individualisée, isolable. Sur coupes la masse fondamentale est de texture assez grossière et plus colorable que sur frottis.

FUSION DES ÉBAUCHES MACRONUCLÉAIRES. — Les deux ébauches d'abord indépendantes viennent en contact (fig. 53), se dépriment réciproquement (fig. 55, 56) et s'accolent si intimement qu'elles ne se séparent pas, même quand le complexe

⁽¹⁾ Cependant l'hypothèse que ce noyau (fig. 49) représenterait le synkaryon n'est pas à rejeter *a priori*.

nucléaire est expulsé par traumatisme. Elles forment alors un ellipsoïde à cloison mitoyenne double. Celle-ci va se résorber purement et simplement. Cette fusion ne s'accompagne d'aucun remaniement structural des ébauches; les macrosomes et les microsomes restent séparés et comme témoins de la dualité originelle du macronucléus (fig. 59). La masse subit cependant une légère contraction, puis une condensation, qui la rend plus dense et très fortement colorable; il faut des coupes très minces pour y reconnaître la structure primitive.

L'attraction qui rapproche les ébauches macronucléaires, s'exerce aussi sur le micronucléus qui vient s'accoler au couple, généralement dans le sillon de tangence.

La différenciation des ébauches macronucléaires est rapide, mais leur rapprochement et leur fusion demandent un temps très long. Un grand nombre de ces stades se trouvent dans les préparations, même dans celles qui ne contiennent aucune syzygie. Et beaucoup de ces formes à deux ébauches s'accroissent presque jusqu'à la taille maxima avant que la fusion ne se produise.

La fusion des ébauches macronucléaires n'est pas chose aussi exceptionnelle que le laisse supposer le silence fait à son sujet dans les livres classiques et la plupart des mémoires consacrés à la conjugaison.

MAUPAS (1889), l'a signalée chez *Paramorcium caudatum* et il a même montré qu'elle s'y produisait sous l'influence de l'inaïtution. Les individus végétatifs de cette espèce ont deux N et un n. Chez les ex-conjugués il y a quatre ébauches et deux n. Une scission intervient à la fin du stade H qui rétablit les nombres normaux. Mais chez les ex-conjugués mal nourris cette scission ne se produit pas et les quatre ébauches se fusionnent en un seul N. Dans ces conditions celui-ci peut même s'adjoindre des fragments des N anciens non encore résorbés. Chez *Euplotes patella* aussi, les résidus de l'ancien N peuvent s'incorporer au nouveau N.

Ce sont là évidemment des cas pathologiques de l'ordre de ceux que nous offrent les synectiums produits sous l'influence de parasites, spécialement quand ils jouent vis-à-vis de ceux-ci un rôle nourricier: fusion des noyaux (caryomyxie de REGNARD 1911) dans le synectium des spermatogonies de *Polymnia nebu-*

losa formé autour de la coccidie *Caryotropha Mesnili* (SIEDLECKI 1907), ou dans le syncytium des cellules intestinales de *Glossosiphonia complanata* nourricières de la grégarine *Metamera Schubergi* (REGNARD 1914), pour nous en tenir aux cas indiscutables. L'observation de MAUPAS trop négligée par les auteurs qui se sont occupés de ces questions, a la valeur d'une expérience qui met bien en évidence le déterminisme de la caryomyxie.

La fusion des ébauches macronucléaires se produit d'ailleurs — et probablement sous les mêmes influences — mais d'une manière normale, chez d'autres ciliés. MAUPAS l'a constatée, sans l'avoir suivie dans tous ses détails, chez *Leucophrys patula*, et il l'a admise comme nécessaire chez *Cryptochilum migricans* et chez *Stylonichia pustulata*. PRANDLT (1906) l'a observée chez *Didinium nasutum* sans en préciser la marche.

Il faut enfin signaler mais comme d'une signification peut-être différente la fusion des huit macronucléi d'*Uroleptus mobilis* qui précède toujours la bipartition chez les formes végétatives (CALKINS, 1919).

D'après B. COLLIN (1912) les fusions nucléaires observées dans les kystes de copulation de certaines opalines, par LÉGER et DUBOSCQ (1904), par BRUMPT (1909, 1910) chez *Balantidium coli*, et par GERBE (in BÜTSCHLI, 1889) chez *Colpoda cucullus*, pourraient n'être aussi que des fusions purement végétatives.

Chez *Balantidium littorinae*, CHAGAS (1911) décrit et figure des formes à deux micronucléi et huit noyaux sphériques, peu chromatiques, contenant dans une large vacuole un « caryosome » volumineux. Sous l'influence des idées de HARTMANN, CHAGAS voit dans l'existence de ces corps la preuve d'un dualisme nucléaire dans le macronucléus des ciliés. Cette conception ne nous intéresse pas ici. Nous pouvons relever simplement l'existence chez un *Balantidium* d'ébauches nucléaires d'une structure tout à fait comparable à celles de *Collinella*, et qui, si l'on en juge d'après la taille du macronucléus définitif, doivent se fusionner pour le constituer.

Balantidium coli, tel qu'il se présente dans la muqueuse intestinale du porc ou de l'homme, montre souvent au lieu du N ellipsoïdal unique, deux N sphériques moitié moins grands, et ceci en dehors de toute bipartition. Nous nous demandons si

ces formes ne sont pas des ex-conjugués à deux ébauches macronucléaires destinées à se fusionner.

Nous avons insisté sur la durée très longue de ces stades de différenciation, d'accroissement et de fusion des ébauches macronucléaires, relativement à celle des autres stades de l'évolution sexuée de nos *Nicollellidæ*. D'après les observations de МАЕРAS, ces stades sont toujours aussi les plus durables chez les ciliés libres, mais ils sont chez certaines formes exceptionnellement longs. Tel est le cas du *Prorodon teres*, holotriche qui nous paraît être le type libre le plus proche de la souche des *Nicollellidæ* (v. p. 36) dont les conjoints montrent encore plus de six jours après leur séparation, les ébauches macronucléaires en voie de croissance.

Anomalies de la conjugaison. — 1° La plus fréquente : non-fusion des ébauches macronucléaires. Celles-ci n'en acquièrent pas moins la structure définitive. Il en résulte des individus binucléés dont nous avons signalé la fréquence parmi les grandes formes végétatives. Ces individus doivent être considérés comme anormaux, car ni chez *Nicollella*, ni chez *Collinella*, on ne les voit prendre part à la conjugaison ou à la scissiparité normales. Nous croyons cependant qu'ils peuvent se diviser et rétablir l'état uninucléé ⁽¹⁾. Nous avons vu de semblables formes qui montraient l'épaississement ectoplasmique ventral et le gonflement micronucléaires signes prémonitoires de la scissiparité.

2° Persistance du *n* de rebut frère du *n* définitif d'où individus à deux *n* et un *N* quand les ébauches macronucléaires se fusionnent, ou à deux *N* avec un *n* chacun, quand elles ne se fusionnent pas.

3° Scissions supplémentaires des *n* générateurs des *N*, avec ou sans persistance du *n* de rebut : individus à trois ébauches et un *n* ou à quatre ébauches et un ou deux *n*.

4° Avortement d'un des *N*.

5° Scission supplémentaire asymétrique d'un des *n* et persistance des deux *n* fils : individus à trois *n* dont un plus gros.

Petites formes non conjugantes. — Les petites formes de moins de 250 μ ne nous ont jamais montré de signes ou de ves-

(1) C'est ce qui se passe normalement chez les ciliés où les ébauches sont en nombre double de celui des *n* définitifs (*Paramæcium*, *Colpidium*), mais dans ces cas il y a toujours au moins un *miconucleus* par ébauche macronucléaire.

tiges de la conjugaison. Nous avons suivi par contre leur genèse directe à partir des grandes formes végétatives. Nous voyons celles-ci, ou au moins une partie de celles-ci, résulter de la croissance d'ex-conjuguées. Tout cela nous impose la notion que les conditions qui déterminent une active scissiparité ne sont pas les mêmes que celles qui déterminent la conjugaison, et que celle-ci ne prépare pas celle-là, ni réciproquement. Nous ferons état de cette notion plus loin.

Nous ne connaissons pas les formes de résistance.

Collinella sp.

parasite de *Procavia capensis*

Cilié indéterminé SCHUBOTZ (1908), pp. 45-48, pl. I, fig. 45-47, pl. III, fig. 46-47.

Parasite dans l'intestin grêle (?) de *Procavia (Hyrax) capensis* (Pallas) ; Afrique australe (localité?)

Au genre *Collinella* et peut-être même à l'espèce *gundii*, se rapporte ce cilié que SCHUBOTZ (1908) a observé, mélangé au *Pycnothrix monocystoides*, dans l'intestin grêle ⁽¹⁾ d'un Damau du Cap : *Procavia (Hyrax) capensis* (Pallas) ⁽²⁾.

L'examen des figures de SCHUBOTZ convaincra le lecteur de l'étroite parenté de ces ciliés avec notre *Collinella*. Dimensions de même ordre : de 300 à 450 μ de long sur 85 μ de large. Existence de petites formes trapues de 90 μ sur 50 μ , non figurées. Fréquence de formes plurinucléées.

SCHUBOTZ se demande si ce parasite ne ferait point partie du cycle du *Pycnothrix*. Il reconnaît à ces deux ciliés des caractères communs ; l'épaississement ectoplasmique et le sillon vibratile ; mais il n'y a qu'une gouttière chez ces petites formes, deux chez *Pycnothrix*. Il n'y a pas de transition entre la taille des deux parasites. Les petites formes se trouvant fréquemment dans l'endoplasme des grosses, SCHUBOTZ les considère, ou comme engendrées par celles-ci, ou comme les parasitant ; il indique cependant sa préférence pour la seconde hypothèse. Nous en suggérons une troisième : ces ciliés sont la

⁽¹⁾ Voir sur ce point nos réserves de la page 93.

⁽²⁾ Voir pour ce qui concerne les *Procavia*, p. 93.

proie des *Pycnothrix* comme les petites *Nicollella* sont celle des grosses (v. p. 121). Ils n'ont pas d'autres relations avec leurs prédateurs que les liens de parenté qui unissent *Pycnothrix* à *Collinella*. Ces petits ciliés ne se trouvaient pas avec le *Pycnothrix* de *Procavia Grayi* que nous a fourni M. BRUMPT.

Genre *Pycnothrix* SCHUBOTZ 1908

Pycnothrix SCHUBOTZ 1908, pp. 1-15, pl. I, II, III.

Pycnothrix monocystoides SCHUBOTZ 1908

Pycnothrix monocystoides SCHUBOTZ 1909; loc. cit.

Type de l'espèce parasite dans l'intestin grêle ⁽¹⁾ de *Procavia* (= *Hyra*) *capensis* (Pallas); Afrique australe (localité?).

Forme apparemment identique trouvée par BRUMPT dans l'intestin de *Procavia Brucei* Gray; Harar, Abyssinie; avril (fig. 61-64) ⁽²⁾.

Alors que nous ne connaissions cet infusoire que par ce qu'en dit MINCHIN dans son « Introduction to the Study of the Protozoa » (1912), ses affinités avec nos *Nicollellida* nous avaient paru suffisamment nettes pour pouvoir les indiquer dans notre note préliminaire. La lecture du mémoire de SCHUBOTZ nous a convaincus qu'il devait être annexé à la famille. L'étude du parasite de *Procavia Brucei* a confirmé notre conviction et nous permet de la justifier ici par des documents inédits. Nous devons ce matériel à M. le professeur E. BRUMPT, qui l'a recueilli en 1901. Devancé dans son étude par SCHUBOTZ, M. BRUMPT s'était contenté de le conserver en collection. Nous lui sommes extrêmement obligés d'avoir bien voulu le mettre à notre disposition. Simplement fixé et conservé dans l'eau formolée à 5 p. 100, il nous a fourni des préparations, surtout en coupes, d'une parfaite précision.

Le *Pycnothrix monocystoides* d'après SCHUBOTZ. — Cilié gigantesque de 2 à 3 mm. de long sur 0,3 à 0,5 de large, de la forme que représente la figure 61 ⁽¹⁾, à gros bout antérieur, parcouru sur toute sa longueur par deux gouttières ciliées diamétrale-

⁽¹⁾ Voir réserves de la page 93.

⁽²⁾ Figures originales du *Pycnothrix* de *Procavia Brucei*.

ment opposées, à course légèrement hélicoïdale. Celles-ci prennent naissance à quelque distance du pôle antérieur, l'une plus près que l'autre de ce pôle. Au fond de ces gouttières, il y a, tout le long d'elles, et de place en place, des dépressions qui sont autant de bouches.

Un pore excréteur (p. e.) en dehors des sillons, à la limite des deuxième et troisième tiers postérieurs, desservant, non une vacuole pulsatile, mais un système ramifié de canaux endoplasmiques ciliés dans leurs segments les plus proches de l'orifice.

Ciliature holotriche très dense. Ectoplasme épais de 50 μ sur toute son étendue, sauf vers le pôle postérieur où il est un peu aminci, strié normalement à sa surface, contenant de place en place des vacuoles. SCHUBOTZ y distingue trois couches : une externe (I) ou cuticule elle-même décomposable optiquement en deux lames, une couche moyenne parcourue normalement par les racines ciliaires (II), et une couche interne encombrée de myonèmes (III). Ceux-ci sont entrecroisés en tous sens, même dans le sens radiaire (fig. 62, 63, 64).

Les sillons vibratiles sont taillés dans l'épaisseur de cet ectoplasme. Les dépressions buccales le traversent et s'enfoncent dans l'endoplasme ; les myonèmes s'agencent autour d'elles en sphincters.

Le N est subsphérique de 100 μ de diamètre, contenant le n dans une échancrure superficielle. Très rares individus à deux noyaux, nombreux individus anucléés.

La scission est précédée d'un phénomène étrange, unique à notre connaissance chez les ciliés : un premier clivage au niveau du pore excréteur sépare du corps toute la partie postérieure anucléée ; ce n'est qu'ensuite que se produit à l'équateur du corps ainsi élagué le vrai clivage de bipartition, qui, autant qu'on en peut juger d'après les figures de SCHUBOTZ, paraît aussi anormal que chez *Collinella*.

Conjugaison : l'auteur a vu des couples de grandes formes, accolées soit parallèlement, soit tête bêche ; mais il n'ose affirmer que ce sont bien là des syzygies. Nous partageons sa réserve.

L'endoplasme de ce Cilié contenait des nématodes parasites (ou ingérés ? ou intrus ?) que nous n'avons pas retrouvés dans le *Pycnothrix* de *Procapia Brucei*.

· Le *Pycnothrix* de *Procavia Brucei* (matériel Brumpt) d'après nos observations personnelles. — La forme et l'anatomie générale sont exactement celles de *Pycnothrix monocystoides*. La structure ne diffère que par quelques détails qui nous paraissent ne tenir qu'à la technique et au coefficient personnel des observateurs. Nous apportons cependant ici un complément de précisions qui nous permettra une interprétation de l'organisation du *Pycnothrix* toute différente de celle que suggérerait la description de SCHUBOTZ, et une comparaison anatomique rigoureuse des trois genres de la famille. Les figures 61 à 64 illustrent ces précisions.

L'ectoplasme est séparé de l'endoplasme par une limitante plus ou moins masquée par les myonèmes. Ceux-ci se prolongent dans la couche II de SCHUBOTZ, par de fines fibrilles, jusqu'à la cuticule sur laquelle elle paraissent prendre appui. SCHUBOTZ a recherché les homologues de ces trois couches ectoplasmiques de *Pycnothrix* avec celles que BÜTSCHLI (1889) a distinguées schématiquement chez les ciliés : cuticule, couche alvéolaire, plasma cortical (nombre d'auteurs attribuent d'ailleurs cette dernière à l'endoplasme). Selon SCHUBOTZ la couche I avec ses deux lames équivaldrait à la cuticule et à la couche alvéolaire réunies ; les couches II et III appartiendraient au plasma cortical.

Nous avons comparé l'ectoplasme des *Nicollellidæ* à celui de *Balantidium entozoon*. Chez ce dernier le tégument général est formé d'une seule couche décomposable optiquement en deux lames comme la couche externe de *Pycnothrix*. Elle correspond à la lame externe de *Collinella*. Mais sous la lèvre péristomienne droite il y a une couche épaisse bien séparée de l'endoplasme, parcourue et même traversée par les racines ciliaires. Elle est manifestement l'homologue, avec sa limitante interne, de nos lames moyennes et internes. Or chez *Balantidium* cette couche est manifestement une individualisation du plasma cortical, qui là, est lui-même partie intégrante de l'endoplasme. C'est donc à l'endoplasme que nous devrions attribuer nos lames moyenne et interne, et aussi les couches II et III de SCHUBOTZ. C'est là une question de conventions. Le tégument d'un cilié ne résulte pas comme celui d'un métazoaire de la juxtaposition et de la conerescence de feuilletts primitivement

distincts et autonomes. Il résulte de la différenciation progressive, de la surface vers la profondeur, selon les conditions du milieu, de couches successives qui sont toutes, en fait, d'origine endoplasmique, et cette différenciation ne s'effectue pas nécessairement suivant le même plan. En présence de la grande diversité des structures, il paraît commode de faire entrer conventionnellement dans l'endoplasme toutes les couches tégumentaires de protection, de soutien ou d'absorption qui sont nettement séparées du cytoplasme indifférencié.

En ce qui concerne les homologues des couches ectoplasmiques des ciliés du gondi et de *Pycnothrix*, nous considérons les couches II et III de celui-ci comme équivalant à l'ensemble des lames moyenne et interne de la couche des myonèmes de ceux-là. La limitante interne des premiers se retrouve chez *Pycnothrix* où elle est masquée par le grand développement des myonèmes. Tout ce qui est compris entre cette limitante interne et la couche I ou cuticule, correspond à la couche moyenne des ciliés du gondi. Ce n'est qu'arbitrairement que l'on peut diviser cette couche en deux zones chez *Pycnothrix*. S'il est exact que, dans l'interne, les myonèmes sont très abondants, il n'en est pas moins vrai qu'ils pénètrent l'externe jusque sous la cuticule (fig. 64). C'est le développement des myonèmes qui caractérise la structure ectoplasmique de *Pycnothrix*.

Les deux gouttières, SCHUBOTZ l'a vu, ne prennent pas naissance au pôle antérieur même, mais un peu au dessous, l'une un peu plus près que l'autre de ce pôle (fig. 61). Elles y sont, et restent tout le long du corps, diamétralement opposées. Il n'y a aucun contact entre elles au pôle antérieur, mais au pôle postérieur, *elles sont en continuité*.

Ceci a échappé à SCHUBOTZ qui n'en fait mention nulle part et parle partout de deux sillons. Cependant cela pouvait déjà se déduire de plusieurs de ses figures, où l'on voit le pôle postérieur nettement échanuré. La chose est d'importance : il ne nous est pas indifférent qu'un Cilié présente une seule ou au contraire deux gouttières préorales. Ce dernier cas eût été une unique exception dans le groupe, où l'on ne connaît pas jusqu'ici de formes à symétrie bilatérale itérative. Il n'y a pas de « diplozoaires » parmi les Ciliés, comme il s'en trouve parmi les flagellés (*Heramitus*, *Octomitus*, *Lamblia*). Les deux

sillons symétriques de *Pycnothrix* ne pourraient s'ils étaient indépendants s'interpréter que comme correspondant à deux bouches symétriques. Ils ne sont en réalité qu'une seule et même gouttière qui, issue du pôle antérieur selon la règle, atteint le cap postérieur comme chez *Collinella*, double ce cap et remonte tout le long de la face opposée jusqu'au voisinage du pôle antérieur.

Les coupes transversales de SCHUBOTZ fournissaient dès l'abord un argument à l'appui de cette interprétation : chez *Pycnothrix*, comme chez *Nicollella*, les deux lèvres de la gouttière ne sont pas symétriques ; l'une est légèrement recouvrante. Or sur la coupe transversale les deux lèvres de même ordre de chaque sillon s'opposent au lieu d'alterner (fig. 62). Il ne peut qu'en être ainsi si l'un des sillons est la continuation de l'autre.

Puisque les deux sillons forment gouttière unique, des deux extrémités voisines du pôle antérieur, l'une est l'initiale, l'autre la terminale. Il est logique de penser que l'initiale est l'extrémité la plus proche du pôle antérieur.

En fait, en partant de cette donnée *a priori* pour orienter notre cilié, nous aboutissons à une homologation parfaite de son anatomie avec celle de *Collinella* et de *Nicollella*. Chez cette dernière (v. fig. 4-5-31), la lèvre gauche de la gouttière est recouvrante ; chez les deux formes, la lèvre droite est marquée par le prolongement dans l'endoplasme de ses racines ciliaires, qui y forment la lame en palissade que nous connaissons bien. Nous retrouvons exactement les mêmes rapports chez *Pycnothrix*, où l'allongement des racines ciliaires de la lèvre droite est également bien marqué. Celles de la lèvre gauche s'allongent aussi, mais beaucoup moins que celles de la lèvre droite. Cet allongement n'existe d'ailleurs que sur la portion ventrale ou descendante de la gouttière. Remarquons que les relations qui existaient chez *Nicollella* et chez *Collinella* entre l'ectoplasme épaissi, les « myonèmes » et la gouttière sont ici intégralement conservés, puisque l'extension de celle-ci a entraîné l'extension de ceux-là.

Quoique réduite ainsi à la morphologie normale des ciliés, celle de *Pycnothrix* n'en présente pas moins ce caractère aberrant et unique que nous avons vérifié : l'existence de

multiples bouches tout le long de la gouttière. Chacune de ces bouches est aussi bien constituée que celle de *Nicollella*, et également fonctionnelle. L'endoplasme contient en effet chez le *Pycnothrix* de BRUMPT des particules intravacuolaires qui ne peuvent être que des ingesta. D'autres particules, résidus de la digestion, se trouvent dans les canaux excréteurs ; ceux-ci sont d'ailleurs en continuité avec le système vacuolaire endoplasmique (fig. 62, c; e).

Le matériel BRUMPT ne nous a fourni ni stades de division, ni stades de conjugaison. Nous avons l'impression que les accouplements figurés par SCHUBOTZ ne sont point des syzygies. Par contre les figures de division, si étranges et si complexes qu'elles paraissent, si fragmentaires qu'elles soient, correspondent certainement à quelque chose de réel. Que SCHUBOTZ n'ait pu les interpréter, cela n'est point surprenant : il lui manquait la clef de l'énigme qui nous est fournie par *Collinella*. Comme cette question dépasse de beaucoup le cadre d'une description spécifique, qui doit rester objective, nous l'examinons dans le chapitre général que nous consacrons aux caractères anatomiques de la famille.

CILIÉ INDÉTERMINÉ

Parasite de *Procavia capensis* (Pallas) SCHUBOTZ (1908) ; p. 13-18 ; pl. I, fig. 19-21.

Associé au *Pycnothrix monocystoides* et à la *Collinella* dont nous avons parlé page 112 un troisième cilié a été observé par SCHUBOTZ chez *Procavia capensis*. Il mesure de 16 à 36 μ et de 12 à 30 μ . Il est ovale ou subsphérique et montre un sillon oblique allant du pôle antérieur au niveau de l'équateur comme chez *Nicollella*, mais il n'y a ni épaissement ectoplasmique ni orifice postérieur. Le N est ellipsoïdal et contient le n dans une échancrure.

SCHUBOTZ considère, et nous avec lui, ce petit cilié comme spécifiquement autonome. Holotriche parfait, à gouttière préorale linéaire de même course que chez *Nicollella*, il est peut-être apparenté aux *Nicollellidæ*.

Il n'existait pas dans le matériel de *Procavia Brucei* que nous a cédé M. BRUMPT.

ETHOLOGIE DES NICOLLELLIDÆ

Les rapports généraux des parasites avec leurs hôtes ont été étudiés dans le premier chapitre de ce mémoire.

De *Pycnothrix* nous ne savons rien de plus que ce qui a été dit là, non plus que de la *Collinella* qui l'accompagne chez *Procavia capensis*. Nous rappellerons ici les réserves que nous avons faites quant à leur siège dans l'intestin grêle des damans (p. 7).

L'étude qui suit ne se rapporte qu'aux parasites du gondi.

Situation et répartition dans l'intestin. — Nous avons déjà dit brièvement comment ceux-ci se présentent dans l'intestin (v. p. 6). Ils sont au contact de la muqueuse, remplissant tous les replis valvulaires, à l'état de pureté. Il n'y a que de très rares individus isolés dans le flux fécal même. Le contact des parasites avec la muqueuse est certainement très intime. Examinés *in vivo*, ils ne manifestent, malgré l'intensité de leur mouvement ciliaire, qu'une motilité très réduite, et nous avons l'impression, difficile à vérifier objectivement, que leur mise en mouvement est le fait d'une excitation due aux manipulations. Les coupes de segments d'intestin fixées avec précaution, les montrent, là où elles sont normales à la muqueuse, leurs pôles antérieurs tous orientés vers elle (fig. 1). On y voit aussi, qu'à la convexité de chaque parasite, correspond une concavité de la surface épithéliale, comme si celle-ci se moulait sur celle-là. Il semble que les parasites qui sont au contact de la muqueuse, s'y taillent une sorte d'alvéole très peu profonde, peut-être par un mouvement de rotation sur place ⁽¹⁾. Dans les cas d'infection intense la couche parasitaire comprend plusieurs assises de parasites, mais leur orientation n'en reste pas moins constante. Dans ce cas les *Nicollella* sont toujours dans la couche la plus éloignée de la paroi. Mais ceci

(1) On sait que beaucoup d'infusoires peuvent adhérer aux supports par le moyen de leurs cils simplement immobilisés. Cette immobilisation au contact a été ramenée par JENNINGS (1907), aux phénomènes généraux de tactisme et appelée thigmotactisme. FAURE-FRÉMIET (1910), qui l'a étudiée dans la série des ciliés la considère comme le premier degré de la différenciation de l'appareil fixateur, qui sous toutes ses formes, même les plus complexes, est constitué ou élaboré par une plage ciliaire plus ou moins modifiée.

concerne surtout les grandes formes. Les petites sont plus mobiles et paraissent beaucoup moins sédentaires.

La répartition des ciliés le long de l'intestin n'est ni uniforme ni quelconque. L'examen, segment par segment, d'un gros intestin de gondi à partir du cæcum a donné les résultats suivants : dans le cæcum et jusqu'à 16 cm. au-delà du cæcum, très nombreuses formes grandes et moyennes de *Collinella* ; du 10^e au 16^e centimètre la proportion des grandes formes diminue ; vers le 19^e centimètre, mêmes formes moyennes très nombreuses de *Collinella*, et quelques grosses *Nicollella* : 23 cm., petites *Collinella* et grosses *Nicollella* ; 26 cm., très nombreuses petites *Collinella* et assez nombreuses grosses *Nicollella* ; 29 cm., petites *Collinella* plus rares et mélange de grosses et de petites *Nicollella* ; 31 cm., nombreuses *Nicollella* très petites, à l'exclusion de toute autre forme ; 32 cm., matières submoulées, plus aucun cilié, pas de kystes. Aucune trace des parasites au delà de ce niveau.

Sans avoir enregistré dans chaque cas les constatations faites nous avons toujours retrouvé, lorsque l'infection était quelque peu dense, cette même répartition des parasites. On peut la définir comme suit : la zone à *Collinella* s'étend de la valvule iléocæcale dans tout le cæcum et dans le gros intestin jusqu'au point de condensation des matières fécales (vers le 25^e-30^e cm.) ; la zone à *Nicollella* est localisée entre les 2^e et 30^e cm. du gros intestin, mais elle dépasse toujours de quelques centimètres la zone à *Collinella* vers le bas. Dans les deux zones, les grandes formes existent seules aux niveaux supérieurs, et font place progressivement aux petites dans les niveaux inférieurs. Il est évident que la cause de cette répartition et de cette sériation des formes est l'état des matières fécales. La preuve en est que chez les gondis qui, en captivité, faute de leur régime normal, ont des matières fécales diarrhéiques, l'infection s'étend tout le long de l'intestin postérieur, de sorte que l'on peut recueillir des parasites à l'anüs.

Même dans les cas d'infection intense, il n'y a jamais de parasites dans l'intestin grêle.

Nutrition. — A ce point de vue, les trois formes se comportent très différemment. *Nicollella* est capable d'ingérer des proies relativement volumineuses : chez les gondis infestés par

l'*Eimeria* dont nous avons parlé plus haut, un certain nombre de *Nicollella* contiennent toujours des ookystes de cette coccidie qui mesurent 35 μ . D'autres contiennent de petites *Nicollella* de 70 à 90 μ . La bouche est loin d'avoir ce diamètre, elle est donc extensible comme chez les holotriches prédateurs (*Prorodon*, *Didinium*, etc.). Le grand développement du cytophyge est en rapport avec cette capacité d'ingestion. L'entonnoir interne paraît destiné à recueillir de gros résidus, le méat est de taille à les laisser passer.

Pycnothrix paraît jouir d'une capacité d'ingestion de même ordre, toutes proportions gardées, si l'on en juge par la présence de volumineuses *Collinella* à son intérieur. SCHUBOTZ qui n'a pas songé que celles-ci pouvaient être des proies, n'a pas vu d'ingesta dans l'endoplasme. Nous y avons observé des particules d'une certaine taille dans les canaux écreteurs. En tout cas, les bouches paraissent organisées pour l'ingestion.

Chez *Collinella*, au contraire, les plus grosses particules ne dépassent pas 5 μ . Rien pourtant dans la constitution de la bouche ne paraît s'opposer à l'ingestion de corps volumineux. Elle paraît même plus béante que celle de *Nicollella*. Mais c'est probablement sa situation au pôle postérieur et l'orientation du cytopharynx vers l'arrière, presque en récurrence par rapport à la gouttière préorale, qui est la cause de cette incapacité relative.

L'ORIGINE ET L'ÉVOLUTION DES CARACTÈRES ANATOMIQUES EN RAPPORT AVEC L'ETHOLOGIE

Les caractères anatomiques familiaux (fig. I à IX). — L'anatomie des *Nicollellidæ* est essentiellement caractérisée par l'épaississement ectoplasmique, la structure si spéciale de la gouttière préorale et les myonèmes. La structure intime, identique à des détails près, dans les trois genres, ne laisse aucun doute quant à leur parenté. Ils représentent trois degrés du développement du plastron ectoplasmique préoral, trois stades de la rétrogradation de la bouche et de l'extension de la gouttière préorale.

Des trois genres, *Nicollella* est le plus proche du type

normal du cilié. Il est dans les *Nicollellidæ*, l'équivalent d'un *Uronema* dans les holotriches ou d'un *Balantidium* dans les hétéotriches, formes à bouche subéquatoriale, et à gouttière semi-méridienne. La vacuole excrétrice y est en position normale, postéro-terminale.

Chez *Collinella*, la rétrogradation de la bouche atteint un point que l'on pouvait considérer comme extrême avant de connaître *Pycnothrix*, et dont il n'existe point d'exemple, que nous sachions, chez les ciliés : le pôle postérieur même. La gouttière préorale le plastron ectoplasmique s'étendent sur toute la face ventrale ; et les myonèmes encerclent tout le corps. La vacuole pulsatile, déjetée de sa position axiale par la bouche, est un peu en avant d'elle et à sa droite.

Chez *Pycnothrix*, d'une manière inattendue, et par un mode qui n'est, croyons-nous, réalisé chez aucun autre cilié, la gouttière et la zone ectoplasmique épaissie se prolongent au delà de l'extrémité postérieure en la doublant et en remontant sur la face dorsale jusqu'au voisinage du pôle antérieur. Ce qui est très remarquable aussi, c'est que la bouche ne rétrograde pas purement et simplement, mais qu'elle se « multiplie » tout le long de la gouttière, marquant en quelque sorte chaque stade de sa rétrogradation par un orifice de même structure qu'elle-même.

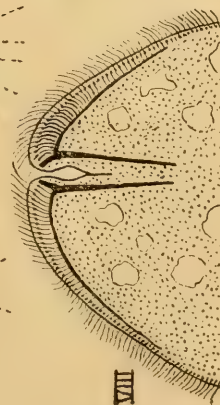
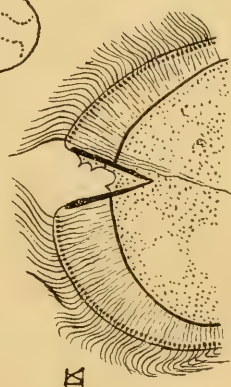
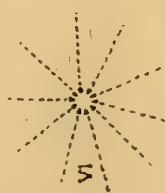
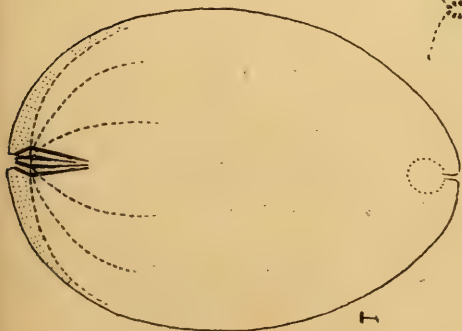
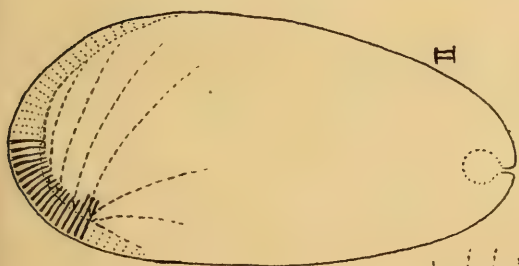
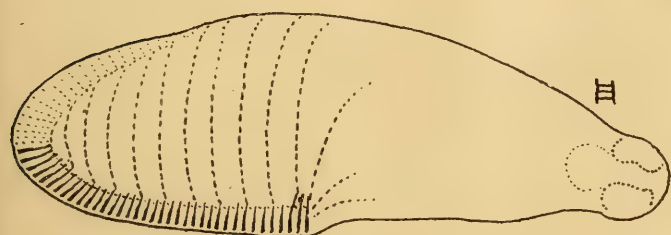
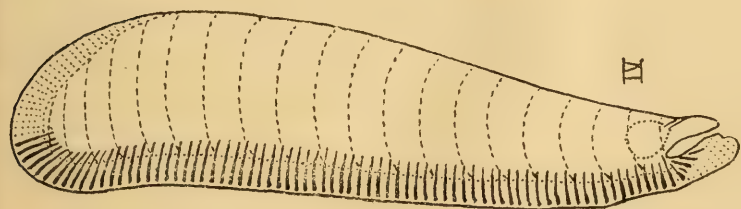
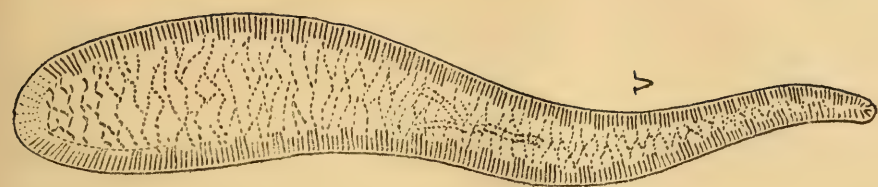
Les caractères anatomiques originels. — On peut concevoir, et on trouvera peut-être des intermédiaires entre ces trois formes. Nous pouvons aussi imaginer une *Nicollellidæ* où la bouche serait beaucoup plus près du pôle antérieur que chez *Nicollella*, sinon apicale. Ce serait un cilié holotriche régulièrement ovoïde, à gros bout antérieur, où, comme chez *Prorodon*

Fig. I-IX. — I-V, Figures demi-schématiques de : I, Holotriche gymnostome du type *Prorodon* ; II, forme idéale intermédiaire entre celui-ci et *Nicollella* ; III, *Nicollella* ; IV, *Collinella* ; V, *Pycnothrix*, pour montrer le développement progressif de la gouttière préorale des *Nicollellidæ* à partir d'une bouche antéroterminale de gymnostôme, et l'extension concomitante du plastron ectoplasmique et de la zone à myonèmes.

VI-VII. — Les pôles antérieurs de I et de II en vue apicale.

VIII. — Coupe sagittale de *Prorodon teres* d'après N. MAIER (1903), montrant la calotte ectoplasmique antérieure et les rapports de la nasse avec les myonèmes.

IX. — Coupe transversale de *Collinella gundii* à comparer à la précédente.



teres, la bouche, axiale, profonde, tronconique, occuperait le centre d'une calotte ectoplasmique plus ou moins épaisse. Les parois de la bouche sont renforcées par des baguettes d'ectoplasme condensé formant nasse, mais qui ne dépasseraient pas ici la limite de l'ectoplasme. L'extrémité externe de chaque baguette est l'origine d'une strie d'insertion ciliaire et l'extrémité interne donne insertion à une fibrille contractile, radiaire, sous-jacente à l'ectoplasme, semblable aux myonèmes qui dilatent la nasse pharyngienne du *Prorodon*.

L'évolution éthologique.—Ce *Prorodon* est libre et prédateur et recherche activement sa nourriture. Comme beaucoup de ciliés libres, il s'enkyste, et ses kystes fortuitement ingérés traversent indemnes l'estomac, sont digérés dans l'intestin grêle et les infusoires mis en liberté ⁽¹⁾, trouvent dans le cæcum des conditions favorables à leur nutrition.

D'abord prédateurs comme à l'état libre, ils font leur proie des flagellés ou des ciliés déjà installés dans l'intestin de leur hôte. Dans ce milieu dense et malgré le renforcement de leur ciliature, leur vitesse de progression est réduite. La faune intestinale s'épuise tandis que des particules toutes préparées par la digestion de l'hôte, et une riche flore bactérienne encombrant le milieu.

Le cilié ne s'y établira définitivement que s'il modifie son régime. Il s'habitue passivement et progressivement à ingérer et à digérer ce qu'il y trouve, et autant à cause de l'inutilité qui en résulte pour lui de se mouvoir, qu'à cause de la difficulté qu'il y éprouve, il devient sédentaire et se localise là où il n'est point entraîné par le flux fécal.

Mais une condition *sine qua non*, de cette nouvelle existence est que la nourriture qu'engloutissait la bouche béante à l'avant du corps soit maintenant attirée et conduite vers elle.

L'évolution anatomique. — On peut avec BÜTSCHLI (1889) et avec DELAGE et HEROUARD (1895), admettre que la bouche s'est d'abord allongée, puis que cet allongement continuant, la fente se suturait (incomplètement ici) par son extrémité antérieure

(1) Ce n'est pas là une hypothèse gratuite. On sait que certains holotriches, le *Colpoda cucullus* et le *Chilodon uncinatus* ont été accidentellement trouvés dans les selles humaines, sinon à l'état végétatif, du moins à l'état de kystes capables d'éclore.

tandis qu'elle progressait par son extrémité postérieure, formant ainsi la gouttière préorale organe collecteur des particules. La réalité d'un semblable mécanisme semble démontrée par le cas de *Pycnothrix*, dont les nombreuses bouches seraient autant de défauts de suture. Mais la cause même du phénomène reste pour nous très obscure. On peut évidemment faire intervenir une excitation fonctionnelle de toute la région préorale dont les cils propulsent les particules alimentaires et qui aurait déterminé un accroissement spécial de cette zone. Mais autre chose est de le démontrer objectivement, et d'en débrouiller le mécanisme intime.

Il n'en est pas moins vrai que le résultat de l'allongement de la gouttière est une collection plus complète des particules nutritives. On conçoit aussi qu'il y ait un rapport utile et nécessaire entre le développement et la puissance de l'appareil collecteur et la taille du cilié. Ce rapport est manifeste chez *Pycnothrix*. C'est d'un rapport analogue entre la taille et le développement des voies d'ingestion que ce même cilié nous offre l'exemple (1).

Dans toute cette série des *Nicollellidæ*, l'extension de la zone ectoplasmique péri-buccale a suivi celle de la gouttière. Les myonèmes, même s'ils ne sont plus fonctionnels, ont conservé avec elle les rapports qu'ils avaient avec la bouche chez la forme originelle hypothétique, et qui existent en fait chez *Prorodon teres*. Et il semble bien que cette zone en extension se soit comportée comme une nappe qui refoule tout sur son passage. Chez *Collinella* aussi bien que chez *Pycnothrix*, elle a déplacé l'appareil excréteur de sa situation originelle. Constatation suggestive : chez *Pycnothrix*, l'orifice excréteur a été ramené beaucoup plus haut que chez *Collinella*, comme

(1) Ce n'est là, à l'état d'hypothèse, qu'un cas particulier de la corrélation si bien mise en lumière par MAUPAS (1888), qui existe chez les ciliés entre le régime alimentaire et la structure de l'appareil ciliaire préoral, d'une part, et leur capacité habituelle de mouvement d'autre part, corrélation qui régit pour une grande part l'organisation de ces infusoires.

Les ciliés à bouche dilatable, sans ciliature préorale différenciée sont tous des ciliés capteurs ou chasseurs, très actifs nageurs. Les ciliés à ciliature préorale développée, et qui par les courants et les tourbillons que celle-ci détermine, attirent à leur bouche les particules nutritives, sont des formes sédentaires ou fixées. FAURE-FRÉMIET (1910) qui, avec beaucoup d'art, a renouvelé l'expression de ces faits, a d'une manière imagée qualifié d'« infusoires-pièges » les ciliés de la deuxième catégorie.

chassé par la récurrence dorsale de la nappe ectoplasmique : et il se trouve à peu près à égale distance des deux gouttières dans la zone d'affrontement des deux nappes, qui est celle où il devait subir la poussée minima de la part de la nappe ascendante. Vues de l'esprit ?

Il n'est pas douteux cependant que la nappe ectoplasmique doive être considérée comme une couche résistante. Elle s'affirme comme telle par le trouble que son extension jette dans la marche de la scission chez *Collinella* et chez *Pycnothrix*.

Les perturbations de la scission. — *Nicolletella*, comme tous les ciliés, se clive suivant un plan équatorial et sensiblement transversal, conformément à la loi très générale d'Oscar HERTWIG (1884). Chez *Collinella* le clivage débute normalement sur la face dorsale non épaissie. Il se poursuit suivant le plan équatorial jusqu'au moment où il se heurte au mur ectoplasmique ventral, le long duquel il s'infléchit dès lors pour venir couper l'ectoplasme au pôle postérieur, là où celui-ci n'est point renforcé.

Chez *Pycnothrix*, SCHUBOTZ a entrevu, sans pouvoir en saisir la signification, des perturbations analogues, et certainement plus complexes encore, de la scission. Ses documents, malheureusement fragmentaires, sont d'une interprétation délicate. On a vu que d'après lui, la scission comporte deux actes distincts et successifs : 1° étranglement du corps au niveau du pore excréteur et séparation de tout le segment postérieur annelé ; 2° clivage compliqué du corps ainsi tronqué, par des sillons naissant à son équateur, mais s'incurvant ensuite vers le pôle postérieur. Si nous comprenons bien le texte et les figures de SCHUBOTZ, les sillons de clivage effectueraient la même course que chez *Collinella*. Mais comme la suite du phénomène n'a pas été observée, il est très difficile d'en pousser plus loin l'interprétation.

Nous essayons de comprendre l'ensemble des deux processus de la manière suivante : l'équilibre de division étant atteint, un sillon de constriction apparaît là où la paroi offre le moins de résistance, au niveau du pore excréteur, où elle est considérablement amincie (fig. 63). Ce clivage se poursuit d'une manière plus ou moins régulière, soit transversalement, soit

obliquement de sorte que le point où le segment anucléé se détache de la souche n'est pas constant, comme en témoignent les figures 27, 29 et 30 de SCHUBOTZ. Dans le corps émondé, désormais mieux équilibré et bien centré par ses noyaux, un nouveau clivage s'ébauche, équatorial cette fois. Mais il ne semble pas qu'il s'achève au niveau où il débute, étant donnée l'inflexion des sillons le long des gouttières, comme si celles-ci faisaient obstacle à leur progression dans le sens initial.

On voit quel intérêt il y aurait, au point de vue de la mécanique de la division cellulaire à réétudier cette forme, pour en comparer la scission à celle de *Collinella*.

L'équilibre imparfait. — A un autre point de vue encore, ces perturbations de la scission nous paraissent intéressantes : elles expriment, pour nous, la régularisation incomplète d'un état de choses récemment apparu. Il ne manque pas de ciliés dont l'anatomie comporte de semblables causes de trouble, et chez lesquels la scission s'effectue cependant d'une manière régulière. Tels sont, par exemple les Ophryoscolecidés dont la scission est bien transversale. Il semble que partout les forces mises en jeu, à la division, par l'équilibre de masse, ont fini par déterminer dans les obstacles qui leur étaient opposés, une ligne de moindre résistance, coïncidant avec celle du clivage normal ⁽¹⁾. *Collinella* et *Pycnothrix* n'en seraient pas encore arrivés à ce stade de régularisation.

Nous considérons donc nos *Nicollellidæ* comme des formes à adaptations parasitaires encore incomplètes. *Collinella* avec sa bouche à peine fonctionnelle, et peut-être à nutrition partiellement osmotique, apparaît comme la plus évoluée dans ce sens. C'est dire que nous ne la plaçons pas dans la lignée qui a conduit des formes primitives du groupe, dont *Nicollella* nous donne une idée, à la forme *Pycnothrix*. Toutes ces formes ne sont probablement que des témoins latéraux d'une telle évolution, dont l'axe nous est inconnu.

(1) Il y a bien en effet une ligne de moindre résistance correspondant au plan de clivage habituel du cilié. CALKINS (1911) enlève à des *Paramœcium caudatum* un segment antérieur ou un segment postérieur, sans que le niveau du plan de scission et sa direction soient modifiés pour cela. La division s'effectue suivant une « zone de scission » prédéterminée.

DISCUSSION DU « CYCLE ÉVOLUTIF »

Dans quel ordre se succèdent les formes et les phénomènes que nous connaissons maintenant chez les *Nicollellida*? Quelle est leur signification? Quels sont les éléments qui assurent le passage du parasite par le milieu extérieur et l'infection de nouveaux hôtes? Ces questions ne concernent que les parasites du gondi puisque l'évolution du *Pycnothrix* nous est entièrement inconnue. Mais même pour ceux-là, nous ne pouvons, faute de bases expérimentales, sérier les stades que par analogie avec ce que nous connaissons du cycle évolutif des autres ciliés.

LE « CYCLE ÉVOLUTIF » DES CILIÉS LIBRES

Telle qu'elle résulte de l'étude des ciliés, la notion de cycle évolutif est loin d'avoir la précision que lui ont donnée les recherches sur d'autres groupes de protistes, et en particulier sur les sporozoaires. On peut même dire que plus les faits s'accumulent, surtout dans l'ordre expérimental, plus cette notion d'un cycle évolutif devient nébuleuse. Dans les ouvrages classiques et dans nombre de mémoires originaux, on la trouve encore schématisée en une formule comme celle-ci : après une série plus ou moins longue de bipartitions, tout cilié arrive à un état tel qu'il meurt si n'intervient la conjugaison. Celle-ci a pour effet de rajeunir, de rénover les individus, de leur conférer une vitalité nouvelle et la possibilité d'effectuer une nouvelle série de bipartitions, jusqu'à l'annonce d'une nouvelle dégénérescence.

Et c'est bien un cycle que cette scissiparité qui se clôt nécessairement et périodiquement par une sexualité, point de départ d'une nouvelle scissiparité.

A cette notion est attaché le nom de MAUPAS (1888, 1889). Elle a dominé non seulement l'étude des ciliés, mais encore celle de tous les protistes. La découverte de l'alternance des périodes schizogonique et gamogonique dans l'évolution des rhizopodes et des sporozoaires est venue comme une éclatante confirmation de sa valeur générale. Elle n'est cependant qu'une

expression incomplète, et à plusieurs égards inexacte, des résultats acquis par le célèbre biologiste (1).

Elle résulte d'une sélection faite parmi ses conclusions non d'après leur valeur objective ou expérimentale, telle qu'elle apparaît à la lecture critique de l'exposé des faits, mais d'après leur portée générale ou philosophique apparente. Le compilateur n'en est pas seul responsable. MAUPAS lui-même, exalté par sa controverse avec WEISMANN sur l'immortalité des protozoaires, s'est laissé entraîner à un développement d'idées théoriques qui nuit à la mise en valeur des résultats objectifs et en dénature parfois la signification.

Tels qu'ils ressortent de la lecture du mémoire, ces résultats objectifs sont :

1^o La durée limitée du pouvoir de multiplication, et l'apparition (dans les conditions des expériences) au bout d'un certain nombre de bipartitions, de dégénérescences diverses, signes d'une extinction proche et fatale de la culture. Cette mort survient entre la 200^e et la 600^e génération, selon les espèces. C'est là la dégénérescence sénile ou sénescence.

2^o Dans ces mêmes conditions, l'apparition fréquente, mais non générale, de la conjugaison, avant ou pendant la période de dégénérescence. Elle n'intervient jamais qu'à un âge assez avancé des cultures (stade de maturité caryogamique), et les couples ne sont « fertiles » que s'ils sont formés d'individus appartenant à des lignées différentes. Ils sont stériles aussi quand la dégénérescence des conjoints est trop accentuée. Il y a donc une période optima ou « eugamique ».

3^o Mais en dehors de toute sénescence, la conjugaison peut être toujours facilement provoquée dans une culture sauvage en faisant passer celle-ci d'un régime nutritif abondant à un régime de disette. C'est le procédé qu'emploie MAUPAS pour se procurer les couples nécessaires à ses recherches (et qu'utilisent depuis lors tous ceux qui étudient la conjugaison). Dans ces conditions la conjugaison est précédée chez beaucoup d'espèces d'une active multiplication d'où il résulte des conjugués de très petite taille.

4^o Comme l'avaient déjà remarqué ENGELMANN (1876) et

(1) Voir la note de la page 132.

BUTSCHLI (1876), la conjugaison ne détermine pas une multiplication immédiate ; elle n'est pas en elle-même un phénomène de reproduction ; elle ne conduit pas à un phénomène de reproduction ; elle n'a même pas pour effet, contrairement à ce que pensaient ces auteurs, une élévation du pouvoir de multiplication chez les ex-conjugués.

5° Les phénomènes nucléaires de la conjugaison sont rigoureusement ceux de toute fécondation.

6° La conjugaison est précédée chez beaucoup d'espèces par une multiplication active qui abaisse la taille des conjuguants.

7° L'enkystement est provoqué par l'inanition, mais tout à fait indépendamment de la conjugaison.

Chacun de ces faits est établi par des observations et des expériences répétées et concordantes, dont on a pu, par la suite, critiquer la technique et l'interprétation, mais qui paraissent à leur auteur inattaquables. Aussi bien, n'est-ce pas leur justification, mais celle des conclusions qui en ont été tirées que nous discutons ici.

S'il avait été moins préoccupé de réfuter WEISMANN, MAUPAS aurait-il conclu de l'extinction de ses cultures à l'existence d'une sénescence périodique et fatale dont il dit qu'« elle est inhérente à l'organisme et relève de causes internes qui agissent indépendamment des conditions extérieures de milieu » ? Sa technique se caractérise précisément par la constance de ces conditions, tant pour ce qui est de l'espace que pour ce qui est du régime nutritif. Lui, qui n'était pas avare de sa peine, n'a institué aucune expérience pour apprécier dans quelle mesure des modifications de ces conditions pourraient influencer l'évolution de ses infusoires.

Admettant comme établie cette sénilité périodique, il devait, pour expliquer la survivance des espèces, faire intervenir avec la même périodicité la conjugaison, « qui compense et annule les effets délétères de la sénescence ». Mais cette relation entre la sénescence et la conjugaison ne ressort pas non plus d'une manière nette de ses expériences. MAUPAS a entretenu jusqu'à leur extinction des cultures des cinq espèces suivantes : *Stylonichia pustulata*, *S. mytilus*, *Onychodromus grandis*, *Oxytricha* sp. et *Leucophrys patula*. Il n'a eu de conjugaisons que chez la deuxième et la quatrième.

Ces résultats contrastent avec ceux qu'il obtient si régulièrement et si facilement par l'inanition. Que fait MAUPAS lorsqu'il veut se procurer les couples nécessaires à l'étude de la conjugaison ? Met-il en train l'un de ces laborieux élevages sur lames où les ciliés sont menés à la sénescence par un régime aussi abondant que régulier ? Non ; il risquerait trop de voir la culture s'éteindre sans y trouver de couples, ou de n'en avoir que d'anormaux et d'infertiles. MAUPAS prélève dans une de ses plus belles cultures sauvages, une goutte aussi chargée que possible en infusoires et la porte sur lame en chambre humide. La nourriture s'y épuise rapidement et tous les individus sont bientôt accouplés. JENNINGS (1913) qui, après beaucoup d'autres, emploiera ce procédé, obtiendra en moins de vingt-quatre heures la conjugaison massive de *Paramacium caudatum*. Pendant deux ans, dit MAUPAS, je me suis procuré (par ce procédé) des accouplements de ciliés en si grande abondance que j'en ai été constamment débordé (1889, p. 169).

Il admet implicitement comme établi par ses expériences sur les lignées pures que les ciliés qui se conjuguent ainsi se trouvent dans les conditions qu'il a reconnues nécessaires de maturité caryogamique et d'ascendance hétérogène. Ces deux conditions « organiques » étant réalisées, l'inanition intervient comme condition « occasionnelle » pour déterminer la conjugaison. C'est une condition « interne » ; seules les conditions physiques : lumière, chaleur, sont des conditions externes et comme celles-ci lui paraissent sans influence, MAUPAS conclut que « le rajeunissement caryogamique des ciliés est complètement indépendant des conditions extérieures » (1889, p. 402).

Il n'y a là qu'une question de mots. L'inanition est bien une « condition interne », mais le défaut d'aliment qui la cause est un facteur externe, tout comme le défaut d'oxygène, de lumière, ou de chaleur. Sur ce malentendu verbal s'installe un paradoxe durable : l'inanition est une condition pratiquement suffisante de la conjugaison ; elle est un moyen à peu près sûr de l'obtenir dans n'importe quelle culture sauvage, elle devient la technique de choix pour ce faire. Et cependant, en théorie, la conjugaison est indépendante des conditions extérieures. L'inanition ne joue dans son déterminisme qu'un rôle occasionnel, subordonné à celui d'autres facteurs, états

organiques (maturité caryogamique, ascendance hétérogène). Par eux, elle est liée à la sénescence, elle-même indépendante du milieu, et dont elle prévient ou atténue les effets.

Comment ce rôle régénérateur apparaît-il dans les expériences de MAUPAS ? Il ne s'en trouve dans ses travaux, comme l'a fait remarquer JENNINGS (1913), aucune preuve expérimentale. Cette notion paraît résulter d'une constatation unique : une *Styloni-chia pustulata*, de la 156^e génération d'une lignée qui devait s'éteindre à la 215^e génération, s'accouple avec une *Styloni-chia* sauvage. Après la disjonction, « une des ex-conjuguées est supprimée et l'autre devient le progéniteur d'une lignée de 316 générations. Que signifie cette expérience si, et MAUPAS n'a pas exclu cette possibilité, c'est l'ex-conjuguée sauvage qui a été le progéniteur (1) ?

Partout ailleurs MAUPAS constate chez les ex-conjugués une réduction du pouvoir de multiplication et souvent une fragilité particulière. Il insiste même à plusieurs reprises, réfutant ENGELMANN, BÜTSCHLI et BALBIANI, sur ces conséquences de l'acte sexuel.

En somme, nous pouvons avec JENNINGS (1913) dire que si jusque-là le concept du rajeunissement caryogamique avait un sens morphologique (régénération de l'appareil nucléaire), il n'avait pas de précision physiologique et expérimentale.

Les travaux de MAUPAS ont été suivis de nombreux autres dont nous devons passer en revue les principaux, dans l'ordre analytique suivant : la sénescence et ses relations avec la

(1) Cette notion de la sénescence fatale a été vulgarisée à tel point que certains auteurs croient pouvoir la présenter sous forme d'expériences idéales. A quel fantaisiste auteur BLARINGHEMA-t-il emprunté la relation suivante ? « MAUPAS a suivi dans une infusion de foin les divisions successives d'un être monocellulaire, la Paramécie : après 400 divisions environ, la taille de ces infusoires diminue notablement ; bientôt les divisions cessent et tous les individus meurent. Dans une autre expérience, deux paramécies donnent des divisions analogues ; au moment où la taille des produits diminue, MAUPAS mélange leur contenu (2) ; il peut suivre au microscope, sur une goutte prise dans le mélange, les infusoires du premier bocal A et celles du second B ; elles s'accouplent deux par deux pour se fusionner en une sorte d'œuf (*sic*). »

Le mélange protoplasmique équivaut à un rajeunissement et correspond à une véritable fécondation ; la décrépitude sénile des deux lots disparaît et les paramécies résultant de la fusion des deux individus provenant de l'un et l'autre lot se divisent à leur tour jusqu'à 500 divisions avant de présenter de nouveau le phénomène de la dégénérescence. »

(Les problèmes de l'hérédité expérimentale, *Bibliothèque de philosophie scientifique*, Paris, Flammarion, 1919, p. 35.)

conjugaison, les effets de la conjugaison, le déterminisme de la conjugaison, le déterminisme et les phénomènes nucléaires de l'enkystement.

La sénescence et ses relations avec la conjugaison et l'endomxyie. — CALKINS (1902 *a* et *b*, 1904, 1913) expérimente sur les paramécies et montre qu'il est possible d'allonger beaucoup la série des bipartitions, à condition de changer le milieu nutritif quand le pouvoir de multiplication commence à s'abaisser, premier signe de la sénescence ou dépression. Ces dépressions sont périodiques. Malgré toutes les précautions, il arrive toujours un moment où la culture ne peut plus être régénérée. Il n'y a pas de conjugaisons dans ces cultures, et c'est à cela qu'est due leur extinction. La notion de sénescence fatale et périodique et de rénovation par la conjugaison se retrouve là aussi précise que chez MAUPAS, et passible des mêmes critiques.

Elle semble, à la suite des patientes recherches de WOODRUFF (1908, 1909, 1911, 1912, *a*, *b*, *c*) et de ses collaborateurs (WOODRUFF et BAITSSEL, 1911, *a*, *b*, *c*), perdre de son crédit. Avec une persévérance méritoire, ces auteurs entretiennent des cultures de paramécies qui commencées en mai 1907 atteignaient 2.121 générations en décembre 1910, et plus de 4.500 en juin 1914, sans que ni grandes dépressions ni conjugaisons soient intervenues. On ne constate que de petites variations « rythmiques » du pouvoir de multiplication, indépendantes des conditions extérieures (¹). C'est le pouvoir de multiplication indéfini théoriquement affirmé par WEISMANN (1882, 1884).

Mais voici un fait inattendu : lors de chacune de ces petites dépressions, lorsque le pouvoir de multiplication est à son minimum, les paramécies sont le siège de remaniements nucléaires qui rappellent étrangement ceux qui préparent la conjugaison (résorption des macronuclei, production par deux divisions de quatre micronuclei et dégénérescence de trois d'entre eux, mais sans fusion des micronuclei restants). C'est l'endo-

(1) WOODRUFF (1900) définit ainsi le cycle et le rythme : « A rhythm is a minor periodic rise and fall of the fission rate, due to some unknown factor in cell metabolism, from which recovery is autonomous. A cycle is a periodic rise and fall of the fission rate, extending over a varying number of rhythms, and ending in the extinction of the race unless it is « rejuvenated » by conjugation or by changed environment ».

myxie de WOODRUFF et ERDMANN (1914) (nom malencontreux puisqu'il implique l'idée d'une fusion nucléaire). R. HERTWIG (1914-1917), qui observe des phénomènes semblables chez *Paramacium aurelia*, les tient pour une vraie parthénogénèse. YOUNG (1917) les retrouvera chez cette même espèce, FERMOR (1913) dans les kystes de *Stylonichia pustulata* et CALKINS (1919) dans ceux d'un autre hypotriche *Uroleptus mobilis*.

Malgré ces observations convergentes, la généralité et la signification de ces phénomènes n'est pas encore définitivement établie. Il reste tout au moins à montrer qu'ils sont réellement indépendants des conditions de milieu. Quant à cela les expériences ont donné des résultats tout à fait contradictoires. Dans celles de WOODRUFF (1917, *a* et *b*) les variations du régime nutritif et de la température n'ont nullement influencé le rythme. Celui-ci serait caractéristique de l'espèce, et synchrone dans toutes les lignées parallèles de même âge et de même origine. Dans celles de JOLLOS (1919), de YOUNG et de METALNIKOFF (1919) il n'y a pas de périodicité fixe dans l'apparition des petites dépressions et de l'endomyxie ; celle-ci n'est pas soustraite aux influences extérieures et peut être provoquée expérimentalement.

Depuis longtemps ENRIQUES (1903, 1905, 1907, etc.) attribuait les dégénérescences qui caractérisent l'état de sénescence ou de dépression à l'action des produits bactériens accumulés dans le milieu. Et WOODRUFF lui-même (1911) reconnaît que le pouvoir de multiplication est fonction dans une certaine mesure du volume du milieu de culture. Une expérience ultérieure de BAITSELL (1914) est très suggestive à cet égard : de trois cultures de *Pleurotricha lanceolata* issues de la même souche, deux entretenues sur lames creuses, selon la technique utilisée dans tous ces travaux, en milieu par conséquent très confiné, dégénèrent et s'éteignent, tandis qu'une troisième, en tubes, se perpétue indéfiniment, sans conjugaisons.

L'action nocive des produits bactériens peut naturellement s'ajouter à celle des excréta des ciliés.

Il est à remarquer combien il est rare de voir la conjugaison, même infertile intervenir dans celles de ces expériences où s'établit la sénescence.

Les effets de la conjugaison. — JENNINGS (1913) reprochait

très justement à tous ses prédécesseurs qui avaient proclamé le pouvoir rénovateur de la conjugaison, de n'avoir jamais institué d'expériences pour mettre en évidence une augmentation de la vitalité à la suite de la zygose. Elles s'imposaient d'autant plus que BÜRSCHLI et MAUPAS reconnaissaient déjà qu'elle n'élevait pas le pouvoir de multiplication.

JENNINGS étudie comparativement sur les paramécies, la descendance d'individus d'une même culture pédigrée, dont les uns ne sont pas entrés en conjugaison ou ont été séparés aussitôt qu'accouplés, et dont les autres ont effectué la zygose complète. Il les compare au point de vue de la taille, du pouvoir de multiplication, de la mortalité et des anomalies, et enfin de la variabilité. Taille : les individus de la lignée conjugée sont toujours légèrement plus grands que ceux de la lignée non conjugée, mais la différence s'atténue à la longue. Pouvoir de multiplication : la lignée conjugée est en infériorité, souvent considérable. La mortalité y est plus fréquente et les anomalies y sont aussi plus nombreuses. Mais la conjugaison a partout pour effet d'amplifier les variations. Elle peut produire ainsi un petit nombre d'individus dont la vitalité est supérieure à celle de n'importe quel individu de la lignée témoin non conjugée, vitalité qu'il transmet à sa descendance. C'est là, essentiellement, l'effet favorable de la conjugaison. Il peut aussi se faire sentir en enrayant une multiplication trop active ⁽¹⁾.

⁽¹⁾ N'étant pas finalistes, nous ne sommes nullement surpris que la conjugaison n'apparaisse pas dans ces expériences comme le remède immédiat et approprié aux conditions défavorables qui la déterminent, que ses effets ne soient pas correcteurs précis de ceux de sa cause. Ceci étant bien entendu, et précisément parce qu'il nous plairait d'avoir de cet ordre de faits un exemple inattaquable, nous devons dire que les expériences de JENNINGS ne nous paraissent pas absolument convaincantes. Suivant toujours la technique de MAUPAS, JENNINGS prélève dans une culture bien nourrie des individus en pleine multiplication et il les porte sur une lame creuse dans le milieu même où ils vivaient. Le matériel nutritif y est rapidement épuisé et au bout de vingt-quatre heures les individus sont accouplés. Après la séparation précoce, ou après la conjugaison, ils sont remis progressivement au régime normal nutritif, qui doit être très favorable, puisqu'il s'agit d'éprouver le pouvoir de multiplication. Or ce ne sont pas là les conditions dans lesquelles les effets de la conjugaison se font sentir dans la nature. Il est certain que les causes qui la déterminent ne cessent pas dès qu'elle s'est effectuée ; pour mesurer ses effets dans des conditions naturelles, et c'est cela surtout qui nous importe, il faudrait procéder à l'analyse faite par JENNINGS sur les lignées entretenues dans les conditions mêmes qui ont provoqué la zygose. Rien ne permet de dire *a priori* que l'infériorité montrée par les

Toutes différentes sont les conclusions que CALKINS (1919) tire de ses expériences sur l'hypotriche *Uroleptus mobilis*. Ce cilié en cultures sur lames se comporte exactement comme le *Stylonichia* de MAUPAS. Il dégénère et meurt au bout de 250 à 350 bipartitions, si la conjugaison n'intervient pas. Le pouvoir de multiplication s'abaisse progressivement de trois à quatre scissions par décades tous les deux mois. Mais la conjugaison intervenant fait remonter ce pouvoir dans une mesure qui peut aller de 0.25 à 17 ou 18 bipartitions par décades.

Ces constatations sont impressionnantes et elles bénéficient du prestige qui s'attache aux résultats de sens positif ; elles n'en appellent pas moins de nouvelles recherches. D'ailleurs c'est beaucoup moins dans les effets de la conjugaison, si intéressants soient-ils, que dans son déterminisme qu'il faut essayer de découvrir sa signification.

Le déterminisme de la conjugaison. — Des trois conditions de MAUPAS, l'inanition, la maturité caryogamique, l'ascendance hétérogène, la première seule paraît aujourd'hui nécessaire.

Déjà MAUPAS enregistrait comme embarrassante, la conjugaison du *Leucophrys patula* à quelques générations seulement de distance d'une première zygose, conjugaison fertile qui était à l'origine d'une lignée de près de 300 générations. Mais là les couples étaient formés d'individus de lignées différentes. Dans une même lignée JENNINGS (1910) a pu obtenir à quatre générations de distance la répétition de la conjugaison, et cela neuf fois de suite. ENRIQUES (1908) avait déjà vu des ex-conjugués de *Chilodon dentatus* reconnaissables comme tels à leur appareil nucléaire incomplètement reconstitué, se reconjuguer. Et B. COLLIN (1912) montre par l'étude des vestiges de l'appareil nucléaire que l'acinétién *Tokophrya cyclopus* peut se reconjuguer sans arrêt ni repos trois fois successivement.

L'inanition reste donc le facteur essentiel de la conjugaison. Cette notion a d'ailleurs reçu la plus significative des consécutions : elle est devenue le principe d'une technique. A la notion fondamentale, telle qu'elle se dégage des expériences

conjugués dans de bonnes conditions se manifesterait *a fortiori* dans de mauvaises. Les expériences de cet ordre n'ont de sens que si on y tient compte de la donnée fonction du milieu.

de MAUPAS (qui ne l'a pas fait ressortir à sa valeur dans ses conclusions), CALKINS (1902) et JENNINGS (1910) ont apporté cet amendement : ce n'est pas tant la faim, que le passage brusque d'un régime abondant à un régime déficient qui détermine l'accouplement.

Mais si cette rupture d'équilibre est la condition pratiquement suffisante de la conjugaison, dans des cultures sauvages, il n'en est pas de même dans les lignées pures. C'est leur étude qui avait fait concevoir à MAUPAS la nécessité des deux autres facteurs, car il n'y obtenait pas à volonté la zygose par le jeûne.

Dans les expériences de ZWEIBAUM (1912), on retrouve chez les Paramécies semblable inaptitude à la conjugaison des lignées pures. Cependant on arrive toujours à la vaincre par un jeûne prolongé de quatre à cinq semaines. Les paramécies conservent alors leur aptitude à la zygose pendant très longtemps, même bien nourries. Mais ce n'est qu'une aptitude ; la conjugaison n'est déterminée que par la suppression brusque de l'aliment. Il faut reconnaître que cette condition d'aptitude rappelle beaucoup la condition eugamique de MAUPAS. Il n'est pas sans intérêt de savoir, qu'elle aussi est sous la dépendance de l'inanition.

À côté de ce facteur essentiel, ENRIQUES (1908, 1909), puis ZWEIBAUM (1912) mettent en évidence d'autres conditions de la conjugaison : optimum de température, limites de concentration des sels, ou des facteurs adjuvants : nature des électrolytes.

De tout cela il résulte qu'on ne saurait plus soutenir maintenant que la conjugaison est soustraite aux conditions extérieures.

Le déterminisme de l'enkystement. — Il n'a pas fait jusqu'ici l'objet de travaux expérimentaux détaillés. MAUPAS (1888) nie l'influence de la concentration du milieu, affirmée par CIENKOWSKY (1885) et par CLAPARÈDE. Il le voit résulter toujours, comme la conjugaison, de l'inanition. Mais les deux phénomènes sont tout à fait indépendants. Il y a là un problème séduisant : pourquoi la même cause produit-elle des effets aussi différents ?

La découverte de l'endomixie chez les paramécies, et celle des phénomènes tout analogues sous les kystes de *Stylonichia pustulata* (FERMOR 1913) et d'*Uroleptus mobilis* (CALKINS 1919)

font entrevoir, à côté de la relation de causalité, une relation d'essence entre les deux phénomènes. Mais ce lien est-il général ? Chez les paramécies, l'endomxyie ne se produit jamais sous un kyste (l'enkystement est inconnu dans ce genre). Y a-t-il endomxyie dans tous les kystes ? Cet acte est-il d'ailleurs général ? Si ces questions recevaient une réponse affirmative, on serait amené à voir dans l'enkystement une sexualité ébauchée, et dans son déterminisme par l'inanition un phénomène qui ne présente avec le déterminisme semblable de la conjugaison, qu'une différence quantitative, soit dans l'état des individus qui y participent, soit dans l'intensité des influences qui le déclenchent.

Réflexions. — C'est, on le voit, un litige d'importance que soulève la question posée au début de ce chapitre. Il a trait à l'essence même des phénomènes vitaux, ou pour le moins à la mesure dans laquelle ils sont accessibles à notre intervention expérimentale. Mais ce n'est pas ici le lieu de l'examiner dans toute son ampleur.

Nous nous étions demandé ce que l'on devait entendre par « cycle évolutif » chez les ciliés. La question n'est pas de savoir si ceux-ci évoluent d'une manière cyclique. Il est certain que tout observateur qui se trouve en présence d'une sexualité ou d'un enkystement s'intercalant entre deux séries scissipares, ou d'une série scissipare comprise entre deux enkystements ou deux conjugaisons, est fondé à parler d'évolution cyclique. Le débat est celui-ci : la sénescence, la conjugaison ou l'endomxyie, l'enkystement, se manifestent-ils avec une périodicité régulière, et suivant un ordre constant, sous l'influence de causes internes, ou sont-ils conditionnés par le milieu indépendamment les uns des autres ? En d'autres termes sont-ils l'expression d'une évolution fatale comme l'est actuellement la vie individuelle d'un métazoaire à génération sexuelle nécessaire, ou ne sont-ils que des incidents d'origine cosmique dans une vie théoriquement uniforme et indéfinie (immortalité potentielle de WEISMANN) ?

Il n'y avait pas, *a priori*, de raisons de penser que l'évolution d'un cilié dut être calquée sur celle d'un métazoaire. C'est cependant ce rapprochement qui a séduit MAUPAS et qui a contribué à l'amener à son concept de la sénescence, équi-

valent de la caducité des métazoaires. C'est cette même idée qui guide CALKINS (1909) lorsqu'il homologue au soma des métazoaires le stock des générations comprises entre deux conjugaisons, et où, dans l'un comme dans l'autre la vitalité des cellules s'abaisse progressivement. Nous ne nous laisserons pas entraîner dans une discussion, qui risquerait d'être purement verbale, sur ce qui chez les ciliés peut correspondre au soma des métazoaires. La question de la sénescence n'est pas morphologique, mais physiologique. De ce point de vue il n'y a aucune analogie à rechercher entre le soma du métazoaire et le stock des individus dissociés du protozoaire. La caducité résulte chez le premier de l'entassement, du confinement et surtout de la spécialisation des cellules et des tissus. Les individus cellulaires dissociés du protozoaire ne subissent aucune de ces causes de vieillissement, et il y a toutes raisons pour leur attribuer *a priori* une vitalité indéfinie. Mais soumis à ces mêmes causes, comme ils le sont sur les lames d'élevage, en milieu confiné, ils subissent les mêmes dommages. La sénescence des ciliés telle qu'elle est ainsi réalisée est bien comparable à la vieillesse des métazoaires, mais fatale chez ceux-ci elle est contingente chez ceux-là.

C'est bien aussi ce qui découle de l'exposé des expériences. Si nous nous refusons à voir dans la sénescence un phénomène inévitable, si nous considérons, les faits nous y obligent, la conjugaison et l'enkystement comme étroitement conditionnés par le milieu, il ne peut plus être question de cycle périodique et régulier, qu'en rapport avec des conditions périodiques et régulières. De semblables conditions doivent être l'exception dans l'existence des ciliés libres.

L'ÉVOLUTION DES PARASITES

Les parasites sont exposés à subir l'influence du rythme physiologique de leurs hôtes. Ainsi d'après CEPÉDE (1910) la conjugaison d'*Orchitophrya stellarum* parasite des testicules d'*Asteracanthion rubens*, coïnciderait avec la spermatogénèse de son hôte. Chez les Opalines des batraciens l'enkystement s'observe surtout à l'époque de l'accouplement et de la ponte.

Mais des relations de cet ordre sont encore loin d'être connues pour tous les parasites.

Il y a chez les ciliés tous les intermédiaires entre les formes libres et parasites, aux points de vue de l'éthologie, de l'anatomie et de l'évolution, sans parallélisme dans les modifications de ces trois ordres qu'entraîne le parasitisme. Des parasites très régressés, des astomes comme les *Orchitophrya* se multiplient, s'enkystent et se conjuguent suivant le mode le plus banal. Au contraire, chez l'*Ichthyophthirius multifiliis* parasite dans la peau des poissons, qui a tous les attributs d'un holotriche libre, la multiplication par bipartitions espacées et compensées par la croissance, fait place à une multiplication rapide qui est l'équivalent d'une sporulation.

Cette phase de multiplication active existe très marquée chez beaucoup de parasites, sans exclure comme chez *Ichthyophthirius* celle des bipartitions normales. Chez les uns (Opalines des batraciens), elle précède l'enkystement, qui est le prélude de la conjugaison (NERESHEIMER, 1908 ; METCALF, 1908 ; BRUMPT, 1915). Chez les autres elle mène directement à la conjugaison (*Collinia* du sang des édirophthalmes, B. COLLIN, 1909) *Gymnodinioides* et *Polyspira* des mues des pagures (MINKIEWICZ, 1913). Cette phase de multiplication préconjugale n'est pas l'apanage exclusif des parasites. Elle existe, quoique beaucoup moins marquée chez beaucoup de formes libres. MAUPAS l'a bien mise en évidence chez *Leucophrys patula* où les individus végétatifs mesurent 150 μ , les conjuguants de 50 à 60 μ , chez *Prorodon teres*, où l'abaissement de la taille est de 360 à 80 μ , chez *Enchelys farcimen* où il est de 100 à 40 μ , chez *Didinium nasutum* où il est de 160 à 90 μ , et même chez les paramécies. Il est à remarquer que ce sont surtout les holotriches, auxquels se rattachent la plupart des parasites, qui la présentent.

MAUPAS voit dans cet abaissement de la taille un effet de l' inanition qui mène à la conjugaison, et les Allemands appellent ces scissions précipitées « divisions de jeûne » (Hungertheilungen). C'est aussi à l'épuisement du milieu nutritif par le grand nombre des parasites que COLLIN (1909) attribue l'intense multiplication préconjugale de *Collinia branchiarum*, qui abaisse la taille de 120 μ jusqu'à 8 μ . Mais BRUMPT (1913) qui a étudié *Collinia circulans*, n'accorde à

l'inanition qu'un rôle tout à fait secondaire dans le déterminisme de sa sexualité. De ses recherches sur cet infusoire, comme de ses observations sur les ciliés intestinaux des batraciens, BRUMPT conclut que « les causes déterminantes des épidémies de division sont celles qui déterminent la sénilité des infusoires ». Pour lui l'enkystement aussi peut être considéré comme « l'aboutissant d'une dégénérescence sénile incomplète ». Et du déterminisme de la dégénérescence sénile BRUMPT exclut même l'action toxique du milieu. C'est bien là la sénescence au sens strict de MAUPAS « inhérente à l'organisme et relevant de causes internes qui agissent indépendamment des conditions de milieu ». « C'est », dit BRUMPT, « parce que les opalines parasitent depuis longtemps un hôte et parce que certaines conditions surajoutées et encore peu connues se produisent que les opalines se segmentent et s'enkystent en masses ».

Ce qu'on ignore complètement dans la plupart des cas, c'est la destinée des ex-conjugués. Chez les sporozoaires et même chez nombre de protistes libres (Volvocinées) on est habitué à voir le zygote s'enkyster. Celui-ci est l'élément de résistance et le moyen d'expansion extérieure de l'infection. Sauf chez les opalines, ou dans ces cas encore très rares et incomplètement étudiés de conjugaison totale sous un kyste (*Opalina saturnalix*, LÉGER et DUBOSQ, 1904; *Balantidium coli*, BRUMPT, 1909 et 1910, fig. 91, p. 149), on ne saisit pas chez les ciliés parasites, de rapports constants entre la conjugaison, la migration et l'expansion du parasite. Se préciseront-ils dans ceux que l'on entrevoit entre l'endomyxie et l'enkystement ? Il y a là matière à recherches.

L'ÉVOLUTION DES NICOLLELLIDÆ

Dans une culture homogène, dans le sang d'un crustacé ou d'un ver, dans le vaste sac rectal d'un batracien, les conditions varient à peu près uniformément dans tout le milieu. Le long de l'intestin postérieur du gondi, surtout dans sa portion rétrécie (côlon), au niveau où la muqueuse résorbe de l'eau, les conditions varient rapidement d'un segment à l'autre. L'état même des matières fécales, qui sur un parcours de moins de

cinq centimètres passent de l'état subliquide à un état presque solide, le démontre. Dans le premier cas, les stades de l'évolution ne peuvent être sériés que dans le temps. Ici ils peuvent l'être dans l'espace, et cette circonstance favorable supplée quelque peu le défaut de documents expérimentaux.

La condensation du contenu intestinal agit sur les parasites par la raréfaction de l'aliment et du liquide, par sa concentration en produits dissous ou par une inhibition mécanique de l'ingestion. Il peut en résulter soit une intoxication des ciliés menant à la dégénérescence, soit un certain degré d'inanition qui détermine la multiplication et la zygose.

Au point de vue des conditions de la conjugaison, la masse des parasites contenus dans l'intestin équivaut à une culture sauvage de ciliés libres. Nous pouvons considérer qu'une raréfaction suffisamment brusque de l'aliment déterminera toujours la conjugaison.

Il y a un niveau du côlon, celui où le milieu est le plus favorable, où le parasite végète avec sa taille maxima. La culture s'étend là de proche en proche. Pour *Collinella* elle n'a de limite supérieure que la valvule iléo-cæcale. Pour *Nicollella* cette limite est dans le côlon même, et le parasite n'y montre aucune tendance à la division ou à la conjugaison. On peut essayer de rendre compte de ce fait en imaginant là des conditions non seulement insuffisantes mais prohibitives. Ce niveau est précisément celui où la culture de *Nicollella* se heurte à celle de *Collinella*, et où celle-ci est maxima. Il ne manque pas d'exemples de ces sortes d'incompatibilités parasitaires. Par contre aux limites inférieures des zones de culture des grandes formes, celles-ci font insensiblement passage aux petites ; elles y sont induites à se diviser. Cette division est d'autant plus poussée que le milieu est plus déficient. Elle se poursuit alors jusqu'à l'extrême limite inférieure de la taille des espèces. Cette multiplication sans croissance est la conséquence de la raréfaction progressive de l'aliment. Elle n'aboutit pas nécessairement à la conjugaison. Mais si, en quelque point, cette raréfaction est brusque, la conjugaison intervient. Dans la zone à *Collinella* elle paraît s'effectuer là où commence la culture de *Nicollella*. Dans la zone à *Nicollella* elle a lieu et d'une manière massive, au niveau inférieur

extrême de la zone de culture, là où les crottes se moulent. Chez *Collinella*, telle que nous l'avons observée, elle paraît rare, et lorsqu'elle existe, elle n'affecte qu'un petit nombre d'individus. Chez *Nicollella* au contraire elle est massive. Chez *Collinella* elle interrompt la multiplication des formes de taille moyenne, multiplication qui peut se poursuivre chez les individus qui s'en affranchissent. Chez *Nicollella*, elle survient vers la fin de la multiplication.

Nous disons que la conjugaison interrompt la multiplication chez *Collinella*. On sait que les ex-conjugués de cette espèce mettent un temps très long à régénérer leur macronucléus normal. Quoique les conjugaisons soient rares on trouve de nombreux stades de cette régénération. Or, jamais ces stades ne sont en division. Celle-ci ne peut s'effectuer que lorsque les ébauches macronucléaires ont subi la condensation chromatique maxima, et encore est-elle là exceptionnelle. Dans les masses de parasites où les bipartitions sont nombreuses, et où la taille s'abaisse au-dessous de celle des conjugants, il n'y a pas une seule forme reconnaissable comme ex-conjuguée. Cet arrêt de la multiplication par la conjugaison est conforme à tout ce que nous ont appris MAUPAS et JENNINGS de ses effets chez les paramécies.

Non seulement la conjugaison arrête la multiplication, mais encore elle remet les ex-conjugués en état de s'accroître. On suit cet accroissement dans les préparations parallèlement à la reconstitution de l'appareil nucléaire normal. Et cela aussi JENNINGS l'a mis en évidence chez les paramécies.

Ces constatations nous amènent à préciser notre compréhension du rôle de la conjugaison. Quand on dit qu'elle n'a pas pour effet de renforcer le pouvoir de multiplication, mesure de la vitalité, on exprime une idée qui n'a pas de sens défini. Il faut distinguer chez les ciliés entre la multiplication par bipartitions espacées, compensées par la croissance, multiplication d'équilibre, de prospérité, qui marque l'état de la vitalité et la multiplication par bipartitions précipitées, non compensées, multiplication de déséquilibre, de disette, qui marque une crise de la vitalité et qui conduit à la dégénérescence.

Les conditions qui déterminent la conjugaison sont aussi

celles qui déclenchent la multiplication de déséquilibre. Que celle-ci soit arrêtée, cela ne prouve pas du tout que la conjugaison n'ait pas renforcé la vitalité. Au contraire, puisqu'elle a enrayé l'une des conséquences de la crise. On ne s'étonne pas de ce que la conjugaison ne mène pas d'emblée à la multiplication d'état puisqu'elle s'effectue chez des individus débilisés. Elle est elle-même une crise, comme l'est toute refonte organique importante (mue, métamorphose, régénération, immunisation) et il n'y a pas à s'étonner que les ex-conjugués se montrent inférieurs aux non conjugués mis au concours avec eux dans des conditions rendues artificiellement très favorables (Expérience de JENNINGS, v. p. 135).

L'effet de la conjugaison n'est que suspensif. Il ramène les conjugués à un état d'équilibre éphémère, au cours duquel ils ont quelque chance d'échapper aux conditions qui ont déclenché la crise et de retrouver celles qui sont nécessaires à leur régénération. Cela n'exclut pas, bien entendu, son rôle purement amphimixique. Dans le cas particulier des *Nicollellidæ*, ces chances paraissent assez grandes pour les ex-conjugués de *Collinella* qui diffèrent peu par leur taille et leur forme des individus normaux. Elles sont semble-t-il beaucoup plus rares pour les ex-conjugués de *Nicollella* très diminués par rapport aux formes normales.

Quant aux petites formes non conjugantes, nous ne voyons pas pour elles, dans les conditions où nous les avons étudiées, de possibilités évolutives. Il se peut que dans d'autres conditions elles soient, comme les petites opalines de printemps, capables de s'enkyster. L'infection des jeunes gondis ne peut se concevoir que par le moyen de kystes, mais malgré de persévérantes recherches effectuées même à l'époque de la parturition et chez des femelles allaitant, nous n'avons observé aucun indice d'enkystement de nos ciliés.

POSITION SYSTÉMATIQUE DES NICOLLELLIDÆ

L'hypothèse que nous avançons (v. p. 124), d'une évolution éthologique et anatomique qui aurait conduit des ciliés très proches du type *Prorodon* aux *Nicollellidæ* exprime très exac-

tement nos vues sur la situation de la famille dans la classification des infusoires.

Mais il y a quelque difficulté à les concilier avec l'état actuel de cette classification. Nous ne pouvons, en effet ranger les *Nicollellidæ* à côté des *Prorodon*, c'est-à-dire des *Holophryinæ* : bien que les protistologues les plus qualifiés, BÜRSCHLI, MAUPAS, admettent que les holotriches à bouche latérale et à péristome, dérivent des holotriches à bouche antérieure et sans péristome, la classification actuelle coupe les séries évolutives en faisant des premiers les hyménostomes, et des seconds les gymnostomes. La forme hypothétique que nous plaçons à l'origine des *Nicollellidæ* se classerait dans ceux-ci, nos *Nicollellidæ* dans ceux-là. Et il en est certainement ainsi de plusieurs autres phylums, tel que, par exemple celui des *Isotrichidæ*, ou des *Paramæcidæ*. Mais comme nous ne tenons les classifications actuelles que pour de provisoires systèmes d'ordre, nous classerons nos *Nicollellidæ*, sous les réserves faites, dans les hyménostomes. On peut arbitrairement leur y faire une place entre les *Chiliferidæ* et les *Isotrichidæ*.

Le type de la famille est le genre *Nicollella*, qui en reflète l'origine et qui en synthétise tous les caractères.

SCHUBOTZ énumérant toutes les particularités de l'organisation du *Pycnothrix* : le développement exagéré de l'ectoplasme, les « deux sillons » avec leurs nombreuses bouches, l'appareil excréteur canaliculaire, les considère comme autant de caractères interdisant de ranger ce genre dans l'un quelconque des ordres de ciliés déjà existants, et il le laisse provisoirement en appendice au groupe.

On ne peut que savoir gré à l'auteur de sa réserve. Mais les règles de la nomenclature sont telles que tout honorable scrupule est une imprudence. A la faveur de ces lois, opèrent des spécialistes du démarquage. FRANZ POCHÉ (1913), sans avoir ni étudié, ni revu, ni tenté de comprendre le *Pycnothrix*, exploitant les scrupules de SCHUBOTZ, introduit dans la nomenclature un ordre des *Pycnotrichidea* Poche équivalent aux Holotriches, Hétérotriches, Péritriches, etc., et une famille des *Pycnotrichidæ* Poche, seule de l'ordre. Nous n'avons découvert ces noms que tout récemment.

L'ordre reste pour compte à son auteur ; le nom de famille

a la priorité sur celui de *Nicollellida*, et il doit lui être substitué. Nos successeurs feront d'eux-mêmes le redressement. Nous n'avons pas cru devoir, pour notre part, consacrer, fût-ce par un trait de plume dans notre manuscrit, le genre de travaux dont celui de Poche est le prototype ⁽¹⁾.

C'est de propos délibéré que nous nous abstenons de donner des diagnoses de la famille et des genres. Il est imprudent de vouloir prévoir les variations, pas nécessairement orthogénétiques, d'un groupe de formes. On s'expose ou à donner une définition trop large et sans précision, ou à se voir obligé de de les remanier à chaque extension du genre ou du groupe.

Le mieux, nous semble-t-il, est de caractériser les groupements de formes en indiquant les formes types, comme nous l'avons fait.

La description détaillée des espèces est la base nécessaire et suffisante d'une bonne systématique.

(¹) Cet auteur édifie de vastes « systèmes » de nomenclature, aussi complètement dépourvus de faits que d'idées personnelles, et dont le seul objet est de marquer à son chiffre le labeur des autres. Son « *System der Protozoa* » (1913), dont le titre évoque quelque chose comme l'œuvre magistrale et impeccable d'un Bütschli, n'offre d'autre originalité que la « pochisation » de 150 classes, ordres, tribus, familles, sur les quelque 400 qui constituent le groupe. C'est ainsi qu'un auteur qui n'a fourni en tout et pour tout d'autre contribution à la connaissance des protozoaires, que la description erronée d'un trypanosome, qui est un trypanoplasme, et d'un *Oxyrrhis* qui est un *Gymnodinium*, prétend marquer de son empreinte le tiers d'une science qui ne lui doit rien. Tout cela ne tirerait nullement à conséquence et ne mériterait point l'attention, si les lois de la nomenclature n'étaient une provocation au démarquage par la consécration qu'elles lui donnent.

Voici un autre exemple, entre beaucoup, de la maîtrise taxonomique de Poche : V. DOGIEL avait décrit en 1906, 1908, 1910, des parasites intestinaux des annélides polychètes, les *Haplozoon*, dont il avait fait un groupe de mésozoaires, les *Catenata*. Bien que Poche eût pu trouver dans les notes de CHATTON (1907-1908), dans un mémoire de NERESHEIMER (1908) et dans ceux-mêmes de DOGIEL (1908-1910), les indications les plus claires sur la vraie nature de ces organismes, qui sont en réalité des dinoflagellés très modifiés, il en fait dans son « System », une classe des *Haplozoidea*, équivalente de celles des rhizopodes, flagellés, sporozoaires. Ceci, d'ailleurs au mépris des règles de la nomenclature qui ne permettaient pas de rejeter pour une classe la dénomination de *Catenata*.

BIBLIOGRAPHIE

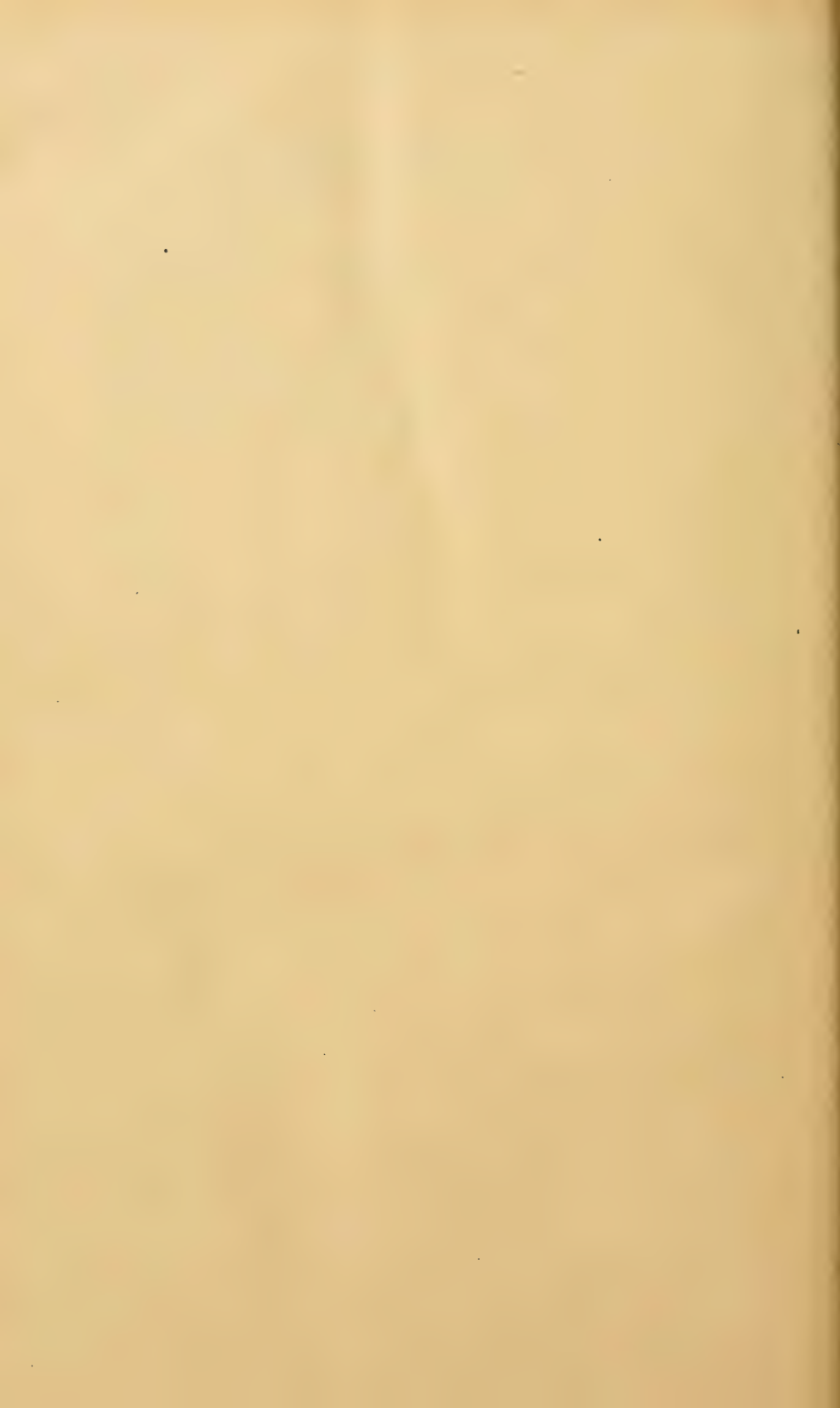
1914. BAITSELL (G.-A.). — Experiments on the Reproduction of the Hypotrichous Infusoria. — II. A Study of the So-Called Life-Cycle in *Oxytricha fallax* and *Pleurotricha lanceolata* (*J. of. exp. zool.*, XVI, p. 211-233).
1895. BOVERI (Th.). — Ueber das Verhalten der Centrosomen bei der Befruchtung des Seeigel-Eies nebst allgemeinen Bemerkungen über Centrosomen und Verwandtes (*Verh. Phys. med. Ges. zu Würzburg* N. F. Bd. XXIX).
1901. BOVERI (Th.). — Zellenstudien IV. Über die Natur der Centrosomen (*Ien. Zeitschr.*, XXXV, p. 1-220, 8 pl.).
1877. BREHM. — Brehms Thierleben. I. Säugethiere. Leipzig, Bibliographisches Institut.
1909. BRUMPT (E.). — Détermination du rôle pathogène du *Balantidium coli*. Enkystement et conjugaison de cet infusoire. (*C. r. Soc. Biol.*, LXVII, p. 103-105).
1910. BRUMPT (E.). — Précis de parasitologie, Collection des précis médicaux. Paris, Masson.
1913. BRUMPT (E.). — Etudes sur les Infusoires parasites. I. La conjugaison d'*Anoplophrya circulans* BALBIANI 1885 (*Arch. de parasit.* XVI, p. 187-210).
1915. BRUMPT (E.). — Cycle évolutif des Opalines (*Bull. Soc. Path. exot.* VIII, pp. 397-404).
1876. BÜTSCHLI (O.). — Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, der Zelltheilung und die Conjugation der Infusorien (*Abhandl. d. Senckenb. naturf. Gesellsch. Frankfurt am Mein*, X, pp. 213-452, 15 pl.).
1889. BÜTSCHLI (O.). — *Protozoa* in Bronn's Thier-Reich. Winter, Leipzig.
1891. BÜTSCHLI (O.). — Über die sogenannten Centralkörper der Zelle und ihre Bedeutung (*Verh. des naturhist. mediz. Vereins in Heidelberg*, N. F. IV, pp. 535-538).
1902. CALKINS (G.-N.). — The six hundred and twentieth generation of *Paramœcium caudatum* (*Biol. Bull.* III).
1902. CALKINS (G.-N.). — The life cycle of *Paramœcium caudatum* (*Arch. f. Entwicklungsmech.* XV).
1904. CALKINS (G.-N.). — Death of A. series of *Paramœcium caudatum*. Conclusions (*Journ. of. exp. Zool.* I).
1911. CALKINS (G.-N.). — Effects produced by cutting *Paramœcium* cells (*Biol. Bull.* XXI, pp. 36-67, pl. I-III).
1919. CALKINS (G.-N.). — The effect of conjugation (*Proc. Soc. for. Exp. Biol. a Med.*, XVI, pp. 57-60. Cité d'après F. MESSIL. *Bull. Inst. Pasteur*, XVIII, p. 493).
1910. CÉPÈDE (C.). Recherches sur les Infusoires astomes. Anatomie, biologie, éthologie parasitaire, systématique (*Arch. Zool. exp. et gén.*, XLIII, pp. 341-609, pl. IX à XVII).
1911. CHAGAS (C.). — Sobre as variações cíclicas do cariozoma em duas espe-

- cies de Ciliados parasitos (*Mem. do Inst. Oswaldo Cruz*, III, pp. 136-144, pl. 9-10).
1910. CHATTON (E.). — Essai sur le noyau et la mitose chez les Amœbiens. Faits et théories (*Arch. Zool. exp. et gén.*, XLV, pp. 267-337).
1919. CHATTON (E.) et PÉRARD (Ch.). — *Nicolletella ctenodactyli* n. g., n. sp. et *Collinella gundii* n. g., n. sp., ciliés parasites intestinaux du Gondi, *Ctenodactylus gundi* PALLAS (Rongeur). La famille de *Nicolletellidae* nov. fam. (*Bull. Soc. Zool. France*, XLIV, pp. 10-17).
1855. CIENKOWSKY (L.). — Über Cystenbildung bei Infusorien (*Zeit. f. wiss. Zool.*, VI, p. 301-305, pl. X-XI).
1909. COLLIN (B.). — La conjugaison d'*Anoplophrya branchiarum* (STEIN) (*A. circulans* BALBIANI) (*Arch. Zool. exp. et gén.*, XLI, pp. 345-388, pl. VII-VIII).
1912. COLLIN (B.). — Etude monographique sur les Acinétiens (Morphologie, physiologie, systématique) (*Arch. Zool. exp. et gén.*, LI, pp. 1-157, pl. I-VI).
1914. CUNHA (A. da M.). — Sobre os Ciliados intestinais dos Mamíferos (*Mem. d. Inst. Oswaldo Cruz*, VI, pp. 212-214, pl. 29).
1906. CULL (S.-W.). — Rejuvenescence as a result of Conjugation (*Journ. Exp. Zool.*, IV).
1896. DELAGE (Y.) et HÉROUARD (E.). — Traité de Zoologie concrète, I, Protozoaires, Paris, Schleicher.
1897. DOFLEIN (F.). — Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. I. *Kentrochona Nebaliae* ROMPEL (*Zool. Jahrb. Abt. Anat.*, X, pp. 618-641, pl. 45-46).
1876. ENGELMANN (Th.-W.). — Ueber Entwicklung und Fortpflanzung der Infusorien (*Morphol. Jahrb.*, I, pp. 573-635, pl. XXI-XXII).
1903. ENRIQUES (P.). — Della degenerazione senile negli Infusori (*Rendic. Accad. Lincei* (5), XIV, pp. 351-357).
1905. ENRIQUES (P.). — Ancora della degenerazione senile negli Infusori (*Rendic. Accad. Lincei*, XIV, pp. 351-357).
- 1907^a. ENRIQUES (P.). — Il dualismo nucleare negli Infusori e il suo significato morfologico e funzionale (*Biologica*, I, p. 325-351).
- 1907^b. ENRIQUES (P.). — La conjugazione e il differenziamento sessuale negli Infusori (*Arch. f. Protist.*, IX, pp. 195-296, pl. V à VIII).
1908. ENRIQUES (P.). — Die Conjugation und sexuelle Differenzierung der Infusorien (*Arch. Protistenk.*, XII, pp. 213-277, pl. XIX-XX).
- 1908-1909. ENRIQUES (P.). — La conjugazione e il differenziamento sessuale negli Infusori. — III. Azione dei sali sulle epidemie di Conjugazioni nel *Cryptochilum nigricans* (*Memorie R. Acc. Sc. Bologna*, Ber. II).
1912. ENRIQUES (P.). — Il dualismo nucleare negli Infusori e il suo significato morfologico e funzionale. II. Abhandlung. Die Nahrung und die struktur des Makronukleus (*Arch. f. Protistenk.*, XXVI, pp. 420-434, pl. XXIV).
1913. ENRIQUES (P.). — Sulla riproduzione e la conjugazione degli Infusori. (*Riv. mens. die St. Nat.*, « Natura » IV).
1911. FAURÉ-FRÉMIET (E.). — La fixation chez les Infusoires ciliés (*Bull. Sc. France-Belgique*, XLIV, pp. 27-50).
1913. FERMOR (X.). — Die Bedeutung der Encystierung bei *Stylonychia pustulata* (*Zool. Anz.*, LXII).
1894. HEIDENHAIN (M.). — Neue Untersuchungen über die Centralkörper (*Arch. f. mikr. Anat.*, 5 sér. XLIII, pp. 423-758, 7 pl.).

1891. HERMANN (F.). — Beitrag zur Lehre von der Entstehung der karyokinetischen Spindel (*Arch. f. Mikr. Anat.* XXXVII).
1884. HERTWIG (O.). — Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies, eine Theorie der Vererbung. Iena.
1892. HERTWIG (R.). — Ueber Befruchtung und Conjugation (*Verh. deutschen. Zool. Gesell.*, II, pp. 95-113).
1914. HERTWIG (R.). — Über Parthenogenesis der Infusorien und die potentielle Unsterblichkeit der Einzelligen (*Biolog. Centralbl.*, XXXI, pp. 497-514).
1917. HERTWIG (R.). — Über Parthenogenesis der Infusorien und die Depressionszustände des Protozoen (*Biol. Centralbl.*, XXXIV, pp. 557-581).
1907. JENNINGS (H.-S.). — Behaviour of lower organisms.
1910. JENNINGS (H.-S.). — What conditions induce conjugation in *Paramecium*? (*Journ. exp. Zool.*, IX, pp. 279-300).
1911. JENNINGS (H.). — Assortative mating, variability and inheritance of size in the conjugation of *Paramecium* (*Journ. exp. Zool.*, XI, pp. 1-134).
1913. JENNINGS (H.-S.). — The Effect of Conjugation in *Paramecium* (*Journ. exp. Zool.*, XIV, pp. 279-391).
1911. JOLLOS (V.). — Die Fortpflanzung der Infusorien und die potentielle Unsterblichkeit der Einzelligen (*Biol. Centralbl.*, XXXVI, pp. 497-514).
1912. KOLLMANN (M.). — *Procavia* nouveau du Sahara algérien (*Bull. mus. N. hist. nat.*, pp. 281-282).
1881. LATASTE (F.). — Sur un rongeur nouveau du Sahara algérien (*Bull. Soc. Zool. France*, VI, pp. 214-225).
1896. LAUTERBORN. — Bemerkungen zum Vortrag Schaudinn's: Über das Centrankorn der Heliozoen (*Verh. d. Deutsch. Zool. Gesell.*, pp. 131-134).
1904. LÉGER (L.) et DUBOSCQ (O.). — Notes sur les Infusoires endoparasites. I. Les *Astomata* représentent-ils un groupe naturel? (*Arch. Zool. exp. et gén. N. et R.*, 4^e série, III).
1903. MAIER (H.-N.). — Über den feineren Bau der Wimperapparate der Infusorien (*Arch. f. Protistenk.* II, pp. 73-180, pl. III-IV).
1919. METALNIKOFF (S.). — L'immortalité des organismes unicellulaires (*Ann. Inst. Pasteur*, XXXIII, pp. 817-836).
1909. METCALF (Maynard M.). — *Opalina*. Its anatomy and reproduction, with a description of infection experiments and a chronological review of the literature (*Arch. f. Protistenk.*, XIII, pp. 195-396, pl. XIV-XXVIII).
1913. MINKIEWICKZ (R.). — Etudes sur les Infusoires syndesmogames à gamontes et gamètes (*Bull. Ac. Sc. Cracovie*, série B. pp. 742-749).
1914. NEIVA (A.), CUNHA (A.-M. d.) et TRAVASSOS (L.). — Contribuições Parasitológicas (*Mém. d. Inst. Osw. Cruz.*, VI, pp. 180-190, pl. XXV).
1908. NERESHEIMER (E.). — Der Zeugungskreis des *Ichthyophthirius* (*Ber. d. K. K. biol. Versuchs Station in München* I, pp. 165-184, pl. VI).
1778. PALLAS. — Nov. sp. quadrup. e glirium ordine.
1889. PLATNER (G.). — Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Theilungserscheinungen (*Arch. f. Mikr. Anat.*, XXXIII).
1913. POCHE (Fr.). — Das System der Protozoa (*Arch. f. Protistenk.*, XXX, pp. 125-322).
1906. PRANDTL (H.). — Die Conjugation von *Didinium nasutum* O. F. M. (*Arch. f. Protist.*, VII, pp. 229-259, pl. IX-X).

1914. REGNARD (E.). — Quelques particularités de la *Metamera Schubergi* DUKE et son action sur l'épithélium intestinal de *Glossosiphonia complanata* (L.) (*Arch. Zool. exp. et gén.*, LIV, N. et R. pp. 1-13).
1914. ROMPEL (J.). — *Kentrochona Nebaliae*, ein neues Infusor aus der Familie der Spirochoninen (*Zeitschr. f. Wiss. Zool.*, LVIII, pp. 618-635, pl. 39).
1899. SAND (R.). — Esquisse de l'évolution de la division nucléaire chez les êtres vivants (*Bull. Soc. belge micr.*, XXIV, pp. 45-82).
1896. SCHAUDINN (F.). — Über den Zeugungskreis von *Paramæba eilhardi* n. g., n. sp. (*Sitzber. Preuss. Akad. d. Wiss.*, pp. 31-41).
1904. SCHAUDINN (F.). — Generations u. Wirtswechsel bei Trypanosoma u. Spirochæte (*Arch. d. Kais. Gesund.*, XX, pp. 387-439).
1909. SCHUBOTZ (H.). — *Pyncothrix monocystoides* nov. gen., nov. sp., ein neues ciliates Infusor aus dem Darm von *Procavia (Hyrax) capensis* (PALLAS) (*Denkschr. Med. Nat. Ges. Jena*, XIII, pp. 1-18, pl. 1-3).
1918. SEURAT (L.-G.). — Contribution à l'étude de la faune parasitaire de la Tunisie. Nématodes (*Arch. Inst. Pasteur, Tunis*, X, pp. 243-275).
1907. SIEDLECKI (M.). — Über die Struktur und die Lebensgeschichte von *Caryotropha Mesnili* (*Bull. Ac. Sc. Cracovie*, pp. 453-497, pl. XIII-XV).
1904. STEVENS (N.-M.). — Further studies on the ciliate infusoria *Licnophora* and *Boveria* (*Arch. f. Protist.*, III, pp. 1-44, pl. I-VI).
1902. THOMAS (O.). — On the mammals collected during the Whitaker Expedition to Tripoli (*Proc. of the Zool. Soc. of London*, vol. II, pp. 2-13).
1905. TROUËSSART (E.). — La faune des mammifères de l'Algérie, du Maroc et de la Tunisie (Causeries scient. de la *Soc. Zool. de France*, I).
1899. TULLBERG (T.). — Ueber das System der Nagethiere. Eine phylogenetische Studie (*Nov. Act. Regiae Societatis Scientiarum Upsalensis*, sér. III, XVIII, fasc. I).
1904. WEBER (Max). — Die Säugetiere. Jena, Fischer.
1882. WEISMANN (A.). — Ueber die Dauer des Lebens. Jena.
1884. WEISMANN (A.). — Ueber Leben und Tod. Jena.
1908. WOODRUFF (L.-L.). — The life cycle of *Paramæcium* when subjected to a varied environment (*Amer. Nat.*, XLII).
1909. WOODRUFF (L.-L.). — Further studies on the life cycle of *Paramæcium* (*Arch. f. Protistenk.*, XXI).
- 1912^a. WOODRUFF (L.-L.). — A five-year pedigreed race of *Paramæcium* without conjugation (*Proc. Soc. Exp. biol. a. med.*, IX).
1913. WOODRUFF (L.-L.). — The effect of excretion products Infusoria on the same and on different species, with special reference to the protozoan sequence in infusions (*J. exp. Zool.*, XIV).
- 1917^a. WOODRUFF (L.-L.). — Rhythms and endomyxis in various races of *Paramæcium aurelia* (*Biol. Bull.*, XXXIII, pp. 51-56). Cité d'après F. MESNIL (*Bull. Inst. Pasteur*, XVIII, p. 189).
- 1917^b. WOODRUFF (L.-L.). — The influence of general environmental conditions on the periodicity of endomyxis in *Paramæcium aurelia* (*Biol. bull.*, XXXIII, pp. 437-462). Cité d'après F. MESNIL (*Bull. Inst. Pasteur*, XVIII, p. 189).
- 1914^a. WOODRUFF (L.-L.) et BAITSEL (G.-A.). — The reproduction of *Paramæcium aurelia* in a constant culture medium of Beef extract (*Journ. exp. Zool.*, XI).
- 1914^b. WOODRUFF (L.-L.) and BAITSELL (G.-A.). — Rhythms in the reproductive activity of Infusoria (*Journ. exp. Zool.*, XI).

1914. WOODRUFF (L.-L.) et ERDMANN (Rh.). — Complete periodic nuclear reorganisation without cell fusion in a pedigreed race of *Paramœcium* (*Proc. Soc. f. exp. biol. a. med.*, XI, pp. 73-74).
1914. WOODRUFF (L.-L.) et ERDMANN (Rh.). — A normal periodic reorganisation process without cell fusion in *Paramœcium* (*J. of. exp. Zool.*, XVII, pp. 423-502, pl. I-IV).
1917. YOUNG (R.-T.). — Experimental induction of endomyxis in *Paramœcium aurelia* (*Journ. of. exp. Zool.*, XXIV, pp. 35-53). Cité d'après F. MESNIL (*Bull. Inst. Pasteur*, XVIII, p. 189).
1919. YOUNG (R.-T.). — The relation of rhythms and endomyxis, their periodicity and synchronism in *Paramœcium aurelia* (*Biol. Bull.*, XXXV, pp. 38-47). Cité d'après F. MESNIL (*Bull. Inst. Pasteur*, XVIII, p. 189).
1912. ZWEIBAUM (J.). — La conjugaison et la différenciation sexuelle chez les Infusoires (ENRIQUES et ZWEIBAUM). V. Les conditions nécessaires et suffisantes pour la conjugaison de *Paramœcium caudatum* (*Arch. f. Protistenk.*, XXVI, pp. 275-394).
-



EXPLICATION DES PLANCHES

Toutes les figures sont tirées de matériaux fixés au liquide de Bouin-Duboscq, sauf celles de *Pycnothrix* dont les matériaux ont été fixés et conservés par BRUMPT dans l'eau formolée à 5 0/0. Toutes les préparations ont été colorées à l'hématoxyline au fer.

Lettres : *b.*, bouche ; *c. e.*, canaux excréteurs ; *g. p.*, gouttière préorale ; *l. i.*, lame ectoplasmique interne ; *m.*, myonèmes ; *p. e.*, pore excréteur ; *v. e.*, vésicule excrétrice.

PLANCHE I

EXPLICATION DE LA PLANCHE I

Fig. 1. — Secteur d'une coupe tangentielle de l'intestin grêle d'un gondi infecté de *Collinella gundii*, x 70.

Fig. 2-27. — *Nicollella ctenodactyli* Chatt. et Pérard. Les figures 2 et 3, 11 à 27, au grossissement de 250 ; 4, 10, au grossissement de 480.

Fig. 2. — Grande forme végétative vue de profil par la face gauche (coupe optique).

Fig. 3. — Grande forme végétative vue de face par la face ventrale. Deux ookystes coccidiens dans l'endoplasme.

Fig. 4. — Coupe transversale au niveau marqué + dans la figure 2.

Fig. 5. — Coupe transversale au niveau de la bouche.

Fig. 6. — Coupe sagittale du pôle postérieur, montrant l'entonnoir de la zone excrétrice.

Fig. 7. — Vue apicale du pôle antérieur avec l'origine de la gouttière préorale et les lignes d'insertions ciliaires.

Fig. 8. — Vue apicale du pôle postérieur avec le méat excréteur.

Fig. 9. — Coupe du pôle postérieur au niveau marqué + dans la figure 3.

Fig. 10. — Coupe sagittale passant par la gouttière préorale ; palissade des fibres de soutien de la lèvre droite et racines ciliaires prolongées dans l'endoplasme.

Fig. 11. — Forme moyenne en bipartition.

Fig. 12. — Petite forme au repos.

Fig. 13. — Prophase de la première mitose de maturation chez un isolé.

Fig. 14. — Syzygie au stade A : première mitose de maturation.

Fig. 15. — Syzygie au stade B : un fuseau de la deuxième mitose de maturation.

Fig. 16. — Stade C : le noyau sexuel engagé dans le champ préoral et les trois micronucléi de réduction.

Fig. 17. — Syzygie à conjoints non assortis et à évolution nucléaire asynchrone.

Fig. 18. — Stade D : le noyau sexuel est dédoublé ; pronucléi migrants dans le champ préoral, pronucléi stationnaires revenus dans l'endoplasme. Un des N en voie de résorption.

Fig. 19. — Stade E : un ex-conjugué avec le synkaryon et les trois n de rebut et le N en résorption.

Fig. 20. — Stade G : mitoses des noyaux fils du synkaryon.

Fig. 21. — Stade F : le synkaryon dédoublé.

Fig. 22. — Stade G : le n définitif et son frère de rebut sont formés ; fuseau de formation des deux N futurs ; résorption des n de réduction.

Fig. 23. — Stade H : le n définitif, son frère de rebut et les deux ébauches macronucléaires.

Fig. 24. — Stade H : le n et les deux ébauches macronucléaires.

Fig. 25-26. — Rapprochement et fusion des ébauches macronucléaires.

Fig. 27. — Une des plus petites formes.





PLANCHE II

EXPLICATION DE LA PLANCHE II

Collinella gundii, Chatt. et Pérard., formes végétatives, scissiparité et petites formes. Les figures 28 et 29, 36 à 47 au grossissement de 250; 30 à 35 au grossissement de 480.

Fig. 28. — Grande forme végétative vue de profil par la face gauche.

Fig. 29. — Grande forme végétative vue par la face ventrale.

Fig. 30. — La gouttière préorale vue de face avec ses palissades de soutien et l'origine des lignes d'insertions ciliaires.

Fig. 31. — Coupe transversale équatoriale.

Fig. 32. — Coupe transversale du pôle postérieur au niveau marqué + sur la fig. 28. Pore excréteur.

Fig. 33. — Coupe transversale au niveau marqué X sur la coupe fig. 28. Bouche et vésicule excrétrice.

Fig. 34. — Vue superficielle du tégument, de la surface vers la profondeur: le système des grains basaux des cils, les « myonèmes », les alvéoles de l'endoplasme cortical.

Fig. 35. — Coupe sagittale intéressant la gouttière préorale; la palissade de bâtonnets de soutien de la lèvre droite se prolongeant dans l'endoplasme ainsi que la lame fibrillaire de racines ciliaires.

Fig. 36. — Grande forme végétative montrant les premiers signes de la scissiparité: épaississement ectoplasmique dorsal équatorial, contraction du N, gonflement du *n*.

Fig. 37. — Clivage transversal puis longitudinal. Résidu du fuseau micronucléaire entre les deux *n*.

Fig. 38. — Scission presque achevée. La division du N est en retard sur la scission cytoplasmique. Les *n* gonflés sont aux pôles du N annonçant probablement la scission suivante très rapprochée.

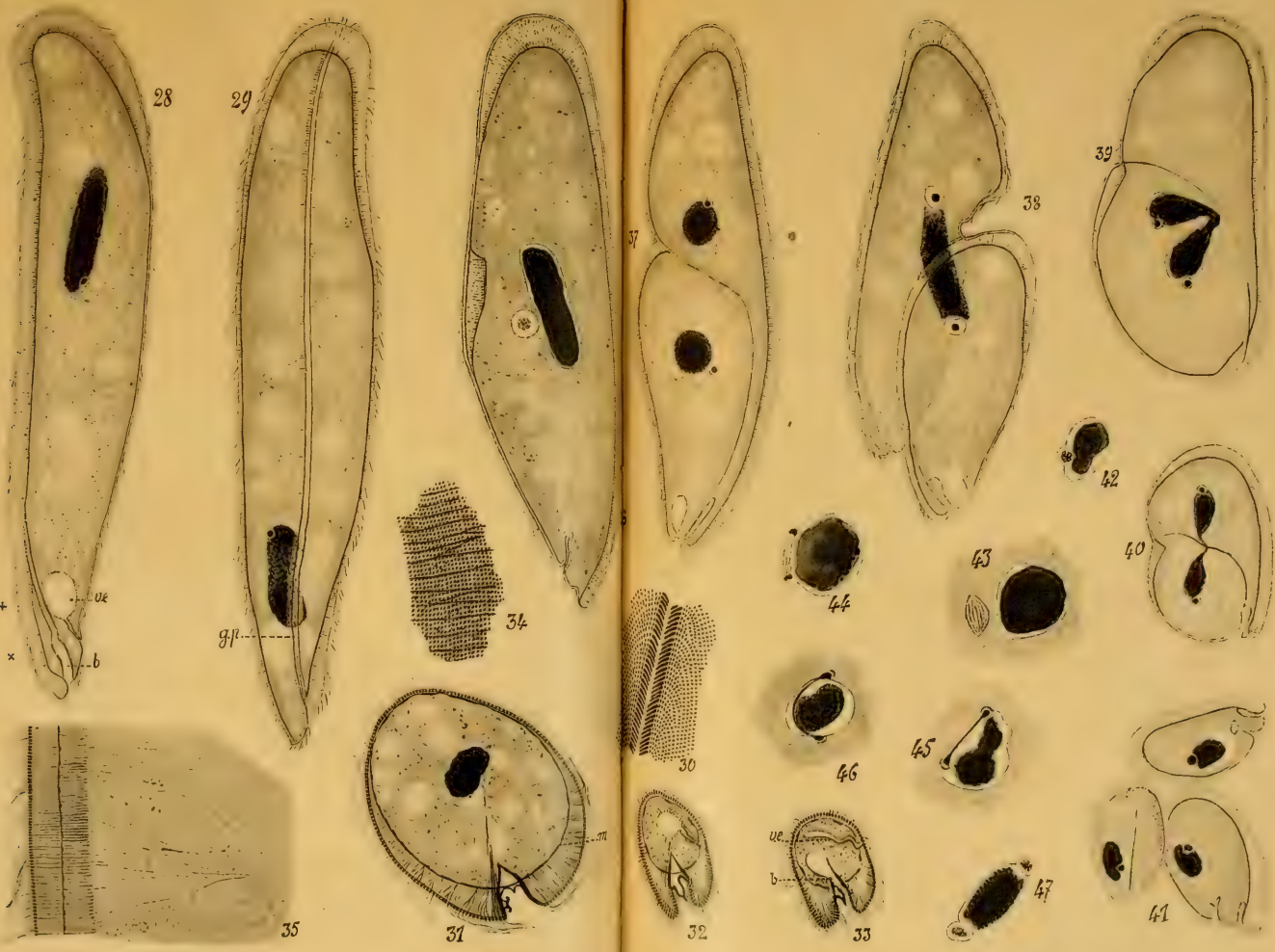
Fig. 39. — Clivage d'une forme moyenne, provenant elle-même d'une précédente scission.

Fig. 40. — Clivage d'une petite forme. Remarquer les rapports des *n* avec le N.

Fig. 41. — Trois des plus petites formes.

Fig. 42, 43, 44, 45, 46. — Premiers stades de la division du complexe nucléaire aboutissant à ceux que représentent les figures 37, 39, 40.

Fig. 47 (et 38). — Micronuclei gonflés aux pôles du N, annonçant probablement une scission suivant sans délai celle qui est en cours.



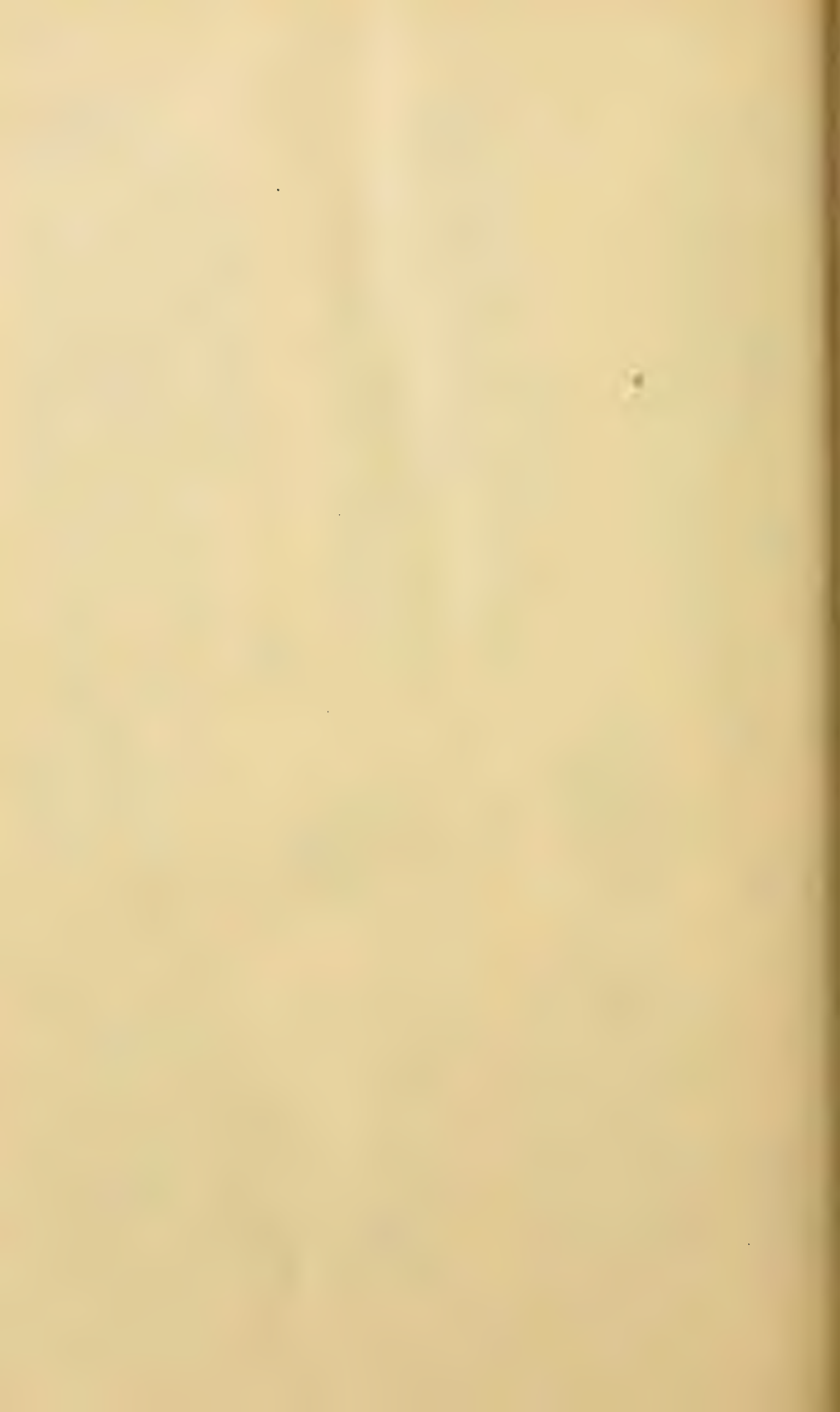


PLANCHE III

EXPLICATION DE LA PLANCHE III

Fig. 48-60. — *Collinella gundii*, Chatt. et Pérard., conjugaison $\times 250$.

Fig. 48. — Syzygie au stade A : première mitose de maturation.

Fig. 49. — Syzygie à conjoints non assortis, mais évoluant synchroniquement. Stade C : le noyau sexuel déjà engagé dans l'ectoplasme de contact et non encore dédoublé, trois n de réduction.

Fig. 50. — Ex-conjugué au stade E : le synkaryon et trois n de réduction.

Fig. 51. — Ex-conjugué aussitôt après la fin des deux divisions du synkaryon (stade II) : deux n dont un sera résorbé et deux ébauches macronucléaires.

Fig. 52. — Ex-conjugué à un stade un peu plus avancé.

Fig. 53. — Ex-conjugué ancien avec un n et deux ébauches macronucléaires très accrues et rapprochées.

Fig. 54-59. — Evolution des ébauches macronucléaires jusqu'à la fusion.

Fig. 60. — Quatre ébauches macronucléaires et deux n résultant d'une division supplémentaire d'un des noyaux fils du synkaryon.

Fig. 61-64. — *Pycnothrix monocystoides* Schubotz de *Proavia Brucei* (matériel Brumpt).

Fig. 61. — Vue ventrale, $\times 70$.

Fig. 62. — Coupe transversale équatoriale, $\times 250$.

Fig. 63. — Coupe transversale passant par le pore excréteur, $\times 250$.

Fig. 64. — Secteur très grossi d'une coupe transversale montrant la structure de l'ectoplasme, $\times 900$.





L'ADAPTATION ET L'INSTINCT

DES CASSIDES

(Avec 5 figures dans le texte)

SOMMAIRE

- I. LE CYCLE EVOLUTIF. — Apparition des adultes au printemps ; ils s'accouplent et pondent. Ecllosion et vie des larves. Les adultes naissent au début de l'été ; ils ne s'accouplent pas et hibernent.
- II. ACCOUPLEMENT ET PONTE. — Une femelle pond plusieurs oothèques. Aspect de l'oothèque ; existence d'un enduit noirâtre chez certaines espèces ; son absence chez les autres. Constitution de l'oothèque. Situation des œufs à la face inférieure des feuilles ; il ne s'agit pas d'une influence géotropique ; influence du relief des nervures des feuilles ; cas particulier de *Cassida viridis*. Les œufs ne se développent pas sur les feuilles sèches.
- III. L'ALIMENTATION. — Régime alimentaire des diverses espèces ; sa spécificité ; rôle des conditions du milieu. Les Cassides mangent sur la face supérieure des feuilles ; déterminisme de cette position ; influence de l'épaisseur de l'épiderme.
- IV. FORMATION DU PAQUET STERCORAL. — Opinions de RÉAUMURET de divers autres observateurs sur la formation et le rôle du paquet stercoral.
- A) *Constitution du paquet.* — Il renferme tous les excréments et toutes les exuvies.
- B) *Déterminisme de la formation du paquet.* — Larves portant leurs excréments et larves ne les portant pas. La différence est d'ordre anatomique. Toutes les larves ont même attitude et même conformation extérieure. Constitution de la partie terminale de l'abdomen et fonctionnement du rectum ; le prolapsus rectal. Parallélisme des deux groupes de Cassides ; groupe intermédiaire. La dévagination rectale s'effectue nécessairement et mécaniquement.
- V. CONSÉQUENCES ET CONCLUSIONS. — Disposition anatomique et comportement sont-ils un moyen de défense ? L'un et l'autre sont quelconques, à ce point de vue. Nocivité de la sensibilité des œufs à la dessiccation ; Inutilité de l'enduit qui revêt certaines pontes ; ce « caractère indifférent » n'est lié à aucun « caractère utile ».

Le paquet stercoral et l'instinct ; il n'y a pas « instinct » au sens de stimulus interne ; le paquet n'a aucune utilité ; l'insensibilité relative des larves au contact facilite leur infestation par les parasites ; la prétendue défense contre la sécheresse.

L'existence de larves à paquet et de larves sans paquet résout la question de l'adaptation morphologique. L'une des dispositions est-elle primitive et l'autre secondaire ? La question ne comporte aucune réponse valable. L'adaptation n'existe que du point de vue physiologique.

Préambule

Si, du point de vue systématique, les Cassides ont fait l'objet d'études approfondies, les conditions diverses de leur comportement n'ont guère attiré l'attention. Tous les auteurs, assurément, notent les particularités si caractéristiques des larves, qui portent leurs excréments fixés sur un appendice du segment anal ; ils notent également quelques traits de mœurs ; mais ils passent rapidement. Et pourtant, certains faits auraient dû retenir l'attention, car ils soulèvent, dès l'abord, de fort importantes questions d'ordre général touchant à l'« adaptation » et à l'« instinct » sous leurs différentes formes. Même, en la circonstance, ces questions se présentent sous un biais spécial qui permet une analyse et une discussion suffisamment poussées.

1. Le cycle évolutif

Les auteurs ne fournissent que fort peu d'indications sur le cycle évolutif des Cassides. Ils se bornent à indiquer le moment où ils rencontrent les adultes des diverses espèces. A cet égard, du reste, leurs indications sont notoirement insuffisantes. Seul, à ma connaissance, KUNCKEL D'HERCULAI⁽¹⁾ avance que ces adultes hivernent. J'ai pu préciser ce point pour *Cassida stigmatica* Suffr., *C. rubiginosa* Mull. et *C. deflorata* Suffr. ; j'ai des raisons de croire tout à fait généraux les résultats de mes investigations.

Dès le premier printemps, on trouve des adultes sur les

(¹) KUNCKEL D'HERCULAI. *Les Merveilles de la nature* de BREHM, t. VII. Les Insectes.

diverses plantes nourricières. A la fin de mars ou au début d'avril, dans le Sud-Ouest, j'ai capturé *C. rubiginosa* et *C. deflorata* sur des feuilles de Cirse ou de *Cynara* ; au bord de la Seine, à Poissy, *C. stigmatica* est assez abondante dans le courant de mai sur *Tanacetum vulgare*. Tout d'abord, on trouve les adultes seuls ; bientôt après on commence à trouver des pontes. Celles-ci ne tardent pas à devenir très nombreuses, car les femelles pondent sans discontinuer, comme l'on s'en rend facilement compte en élevant quelques couples.

L'incubation dure environ 3 semaines pour *C. stigmatica*. Elle doit durer un temps sensiblement égal pour *C. rubiginosa* et *C. deflorata* ; mais je n'ai pu m'en assurer, pour des raisons que j'indiquerai plus loin. C'est donc au début de juin qu'apparaissent les larves de *C. stigmatica* et je n'en ai point capturé avant cette date. L'apparition des larves des Cassides du Sud-Ouest est, naturellement, plus précoce. Pour toutes, l'évolution dure un mois environ. On rencontre pendant quelque temps des adultes accouplés, mêlés à des larves d'âges divers ; plus tard, à partir de juillet, on rencontre encore des adultes (non accouplés) mêlés aux larves, mais on rencontre également des nymphes et des dépouilles de nymphes. Ce dernier fait indique que les adultes qui vivent à ce moment sont — au moins pour une grande partie — des individus fraîchement éclos ; ils descendent des adultes qui s'accouplaient et pondaient six semaines auparavant. C'est une génération nouvelle qui commence et qui se mêle à la génération précédente ; celle-ci, d'ailleurs, ne va pas tarder à disparaître entièrement.

Les adultes de la nouvelle génération ne s'accouplent pas. Tandis que j'ai obtenu en captivité, et sans la moindre difficulté, des accouplements, puis des pontes, avec les individus capturés en avril ou mai, je n'ai jamais obtenu ni les uns ni les autres avec les individus qui venaient d'éclore. Ces derniers vivent tout l'été, mangeant les feuilles de Tanaisie. J'ai également élevé sur *Inula dysenterica*, *Cassida ferruginea* capturée en août dans l'Orne par M. BEDEL, sans obtenir ni accouplement ni ponte. D'ailleurs, à partir de juillet, on ne trouve plus aucune ponte sur la plante nourricière des diverses espèces.

A la vérité, j'ai constaté deux fois, un accouplement entre individus venant d'éclore ; dans un cas il s'agissait de *C. stigmatica*, dans l'autre de *C. ferruginea* ; mais ces deux cas sont demeurés tout à fait isolés et, dans aucun d'eux, l'accouplement n'a été suivi de ponte sous une forme quelconque. On peut donc affirmer que les Cassides qui éclosent à la fin du printemps ou au début de l'été sont sexuellement immatures et persistent en cet état pendant tout l'été. Quand vient l'automne, elles pénètrent sous terre ou dans un trou quelconque où elles passent l'hiver. Tout au début du printemps, ces individus sortent et, devenus sexuellement mûrs, s'accouplent.

D'une façon générale, l'état immature entraîne l'inactivité génitale ; mais des exceptions peuvent se produire à cet égard. Comme elles n'ont aucune suite et que les accouplements prématurés n'entraînent pas une ponte prématurée, il n'y a pas lieu de les retenir au point de vue qui nous occupe en ce moment. Dès lors, on doit considérer que le cycle évolutif des Cassides comprend une longue phase d'état imaginal, trois semaines d'incubation, un mois de vie larvaire. Quant à la période de vie nymphale, mes observations sur *C. stigmatica* me conduisent à admettre une durée d'une dizaine de jours. Il y a une seule génération par an ; mais la génération d'une année n'a pas encore entièrement disparu quand éclosent les adultes de la génération nouvelle ; par suite, on rencontre des adultes pendant toute la belle saison ; en outre, pendant quelques semaines, des individus de tous les âges et de tous les stades vivent mélangés sur les mêmes plantes.

Naturellement, l'influence des saisons provoque des variations dans la durée des diverses phases du cycle. C'est ainsi qu'en 1913, j'ai capturé, et en nombre, sur *Cirsium arvense* des larves de Cassides à la fin de juillet. Depuis, je n'en ai plus retrouvé à la même époque. PERRIS, de son côté, a capturé en septembre, sur une Centaurée, des larves de *Cassida vibex* ⁽¹⁾ ; il se demande s'il s'agit d'une ponte tardive ou d'une deuxième génération ; la première hypothèse me paraît être la vraie.

(1) Ed. PERRIS. Nouvelles promenades entomologiques, *Ann. Soc. ent. fr.* 1876, p. 235.

2. Accouplement et ponte

L'accouplement commence dès le début du printemps et s'effectue généralement à la face supérieure des feuilles ; il se renouvelle fréquemment. La ponte suit à quelques jours d'intervalle. C'est ainsi qu'une femelle de *Cassida rubiginosa* accouplée le 7 juin fait une première ponte le 11. Tous les œufs ne sont pas émis en une seule fois, mais successivement, par paquets. Généralement, chaque femelle ne fait qu'une ponte par jour ; la multiplicité des accouplements n'y change rien : les femelles enfermées dans un tube avec un mâle et les femelles isolées après accouplement pondent avec la même fréquence et de la même manière ; une femelle isolée, par exemple, m'a donné 8 pontes en 9 jours, et une femelle accouplée, 7 pontes en 8 jours.

Les œufs, comme on sait, sont généralement englués dans un produit de sécrétion et l'ensemble forme un véritable oothèque en forme de lentille plan-convexe. Je n'ai jamais pu assister à une ponte et ne saurais fournir à ce sujet d'indications spéciales. Le nombre des œufs par paquets varie suivant les espèces ; j'en ai compté de 8 à 10 pour *Cassida deflorata* et le nombre ne m'a pas paru très différent pour *Cassida stigmatica*.

A l'ordinaire, les auteurs insistent sur le fait que la femelle recouvre ses pontes d'excréments. Sans aucun doute, les pontes de *C. deflorata* et de *C. rubiginosa* sont enduites d'une substance noirâtre dont l'aspect rappelle celui des excréments ; ne l'ayant point vue au moment de l'émission, je ne puis me prononcer sur sa nature véritable. Toutefois, j'ai observé diverses pontes toutes fraîches et j'ai constaté que l'enduit noirâtre, extrêmement fluide, n'a nullement la consistance pâteuse des matières fécales. Il ne me paraît donc nullement prouvé que les assertions renouvelées des auteurs à ce sujet soient exactes et reposent sur des constatations positives. Volontiers, j'admettrais que si l'aspect noirâtre de la ponte a suggéré l'idée que la femelle enduit ses œufs d'excréments, cela découle du fait que les larves de Cassides portent un paquet d'excréments fixé sur un appendice du segment anal. Du reste, la coloration noire des pontes n'est pas générale ;

les pontes de *Cassida stigmatica* sont brunes et, sûrement, en ce qui les concerne, l'enduit noirâtre fait défaut. Cette constatation enlève beaucoup de son importance à la coloration noire des pontes d'autres Cassides.

D'ailleurs, les détails manquent sur la façon dont est constitué l'oothèque et sur l'origine des substances qui enveloppent les œufs. PERRIS (1) a vu pondre *Cassida deflorata* et a constaté que l'agglutination des œufs en oothèque s'effectue secondairement. Les œufs sont tout d'abord émis un à un, puis la femelle rejette un mucilage incolore semblable à de la gomme dissoute; elle en recouvre le petit tas d'œufs et termine par l'émission d'« excréments noirs ». Le mucilage proviendrait de l'anus aussi bien que les excréments. L'étude mérite d'être reprise, car l'assertion paraît erronée et dériver d'une confusion due à la disposition des orifices de l'utérus et de l'anus. L'un et l'autre s'ouvrent dans une sorte de cloaque nettement dessiné par MUIR et SHARP (2) et c'est l'orifice de ce cloaque que PERRIS a probablement pris pour l'anus. De plus, des glandes collatériques sont annexées à l'appareil ovarien et, suivant toute vraisemblance, le « mucilage » provient de ces glandes, comme aussi les excréments noirs. Chez d'autres Insectes, la ponte est suivie d'une abondante évacuation de glaires et son origine ne laisse prise à aucune incertitude. C'est le cas de *Larinus carlinæ* (3) qui dépose un œuf au fond d'un trou pratiqué dans un réceptacle de Chardon et le recouvre d'une abondante sécrétion émise par l'oviducte.

Remarquons, d'ailleurs, que l'agglutination des œufs ne suit pas nécessairement la ponte. Deux *C. rubiginosa* de mes élevages ont pondu 15 à 17 œufs isolés, éparpillés un à un ou par deux sur une feuille. Les mêmes femelles avaient fait une ponte normale la veille ou l'avant-veille et je n'ai pu me rendre compte de la cause de ce fonctionnement anormal. Qu'il ait pu se produire en dehors de toute disposition anatomique aberrante, c'est un fait à retenir.

(1) Ed. PERRIS. Promenades entomologiques. *Ann. Soc. ent. fr.*, 1873, p. 66. Il nomme l'Insecte *C. sanguinea*, mais il rectifie en 1876 (Nouvelles promenades entomologiques, *ibid.*, p. 205).

(2) F. MUIR and D. SHARP. On the egg-cases and early stage of some Cassidæ. *Trans. of the entom. soc.*, 1904.

(3) Etienne RABAUD. Accouplement et ponte des *Larinus*. *Bull. Soc. ent. fr.* 1913.

Une autre particularité fort intéressante de la ponte réside dans la situation que les œufs occupent sur les feuilles.

D'une façon très générale pour les Cassides que j'ai observées, la ponte est déposée à la face *inférieure* des feuilles. PERRIS a également constaté le fait pour *C. rubiginosa* (*). Dans cette situation, les œufs échappent évidemment aux regards et l'on peut se demander si ce mode de ponte, présentant un « avantage », n'est résulte pas d'une « adaptation » ou d'une « sélection ». Pour qu'il en fut ainsi, il faudrait qu'une influence actuelle, toujours la même, conduisit la femelle à occuper dans l'espace une certaine position.

La question se posant de cette manière, il suffisait, pour la résoudre, de disposer des feuilles horizontalement dans des tubes à essais en tournant la face *inférieure* vers le haut. C'est ce que j'ai fait avec une douzaine de *C. rubiginosa*, et j'ai fait des observations parallèles sur *C. stigmatica*. Les résultats ne laissent place à aucune incertitude : quelle que soit la face de la feuille qui regarde en haut, la femelle dépose toujours ses œufs sur la face *inférieure*, ce terme étant pris dans son sens anatomique. J'ai ainsi obtenu une centaine de pontes situées en *dessus*, les feuilles étant retournées.

Il ne s'agit donc pas, évidemment, d'une position dans l'espace. La femelle de Casside ne subit pas, au moment de pondre, une influence géotropique qui l'amène sous les feuilles. Cependant, la constance du comportement, pour toutes les femelles des espèces étudiées, dépend nécessairement d'une influence actuelle ; et cette influence tient forcément à la feuille elle-même, puisque la position est liée, non pas à l'orientation de la feuille, mais à l'une de ses parties. La seule explication plausible réside, à mon sens, dans le relief des nervures, beaucoup plus marqué à la face inférieure qu'à la face supérieure. Le réseau de nervures détermine une série de dépressions qui facilitent l'émission de l'œuf, tandis qu'une surface plane offre à cette émission une certaine résistance et inhibe le réflexe de ponte.

Divers faits appuient directement ou indirectement cette interprétation. Tout d'abord, il convient de remarquer que les pontes sont le plus fréquemment déposées, à la face inférieure

(*) Op. cit., 1873.

des feuilles, le long de la nervure médiane, particulièrement saillante. En second lieu, dans les quelques expériences, très peu nombreuses, où les femelles ont pondu sur la face *supérieure* des feuilles, les œufs étaient précisément déposés dans un repli accidentel du limbe et non sur une partie plane. Enfin, *Cassida viridis* pond sur les feuilles de *Mentha rotundifolia* indifféremment en dessus et en dessous, et ce comportement coïncide justement avec ce fait que les feuilles de *M. rotundifolia* sont très accidentées sur les deux faces. D'autre part, l'inhibition exercée sur la ponte par tout obstacle gênant la dévagination de l'oviducte s'observe nettement chez *Larinus carlinæ* et d'autres Charançons. Si l'on écarte l'un d'entre eux du trou qu'il vient de forer dans un réceptacle de Chardon, l'abdomen s'étire néanmoins, mais il se rétracte aussitôt si l'extrémité libre parvient au contact de la surface du capitule avant que l'extension soit complète, et la ponte n'a pas lieu. F. PICARD a également constaté que la Teigne des Pommes de terre pond sur les surfaces rugueuses et non sur les surfaces lisses⁽¹⁾.

On n'aperçoit aucune autre explication possible de ce « choix » si particulier que font les femelles de Cassides, puisqu'il est nettement lié à la feuille elle-même et non à la position qu'elle occupe dans l'espace. Du reste, les feuilles d'un très grand nombre de plantes présentent plus de reliefs et de creux à la face inférieure qu'à la face supérieure, et — *Mentha rotundifolia* mis à part — tel est le cas des plantes sur lesquelles vivent les Cassides que j'ai étudiées, sans en excepter *Tanacetum vulgare*. Souvent, même, les lobes terminaux des feuilles de cette dernière plante sont gondolés et retournés en dessous, constituant une sorte de cavité.

Notons enfin, touchant les œufs, une dernière particularité, et non la moins importante au point de vue général.

Tout au début de mes recherches, je recueillais des pontes dans le but de suivre de près l'évolution des larves et je n'obtenais aucune éclosion. Ces échecs tout à fait constants, se renouvelant pour les diverses espèces, me conduisirent à

(¹) F. PICARD La Teigne des Pommes de terre (*Phthorimæa operculella* *Annales des Epiphyties*, t. I, 1913).

supposer que le développement s'effectuait seulement quand les œufs demeuraient collés sur une feuille fraîche. Pour apprécier la valeur de cette hypothèse, il suffisait de faire pondre des femelles sur des plantes poussant en vase, de laisser une partie des pontes sur la plante et de couper les feuilles portant l'autre partie. J'ai procédé de la sorte avec *C. stigmatica* sur *T. vulgare* : dans ces conditions, toutes les pontes demeurées sur la plante fraîche ont donné des larves, aucune des autres n'en a donné.

Le résultat ne laisse pas prise à la discussion. Il concorde fort bien, du reste, avec l'observation de PERRIS qui n'a obtenu que très difficilement l'éclosion de *C. deflorata* avec des pontes recueillies sur des feuilles coupées. Du texte, semble ressortir que PERRIS aurait obtenu une seule éclosion. Il s'agissait vraisemblablement alors d'œufs déjà avancés dans leur développement. Le fait est remarquable et nous y reviendrons. Il n'est d'ailleurs pas isolé car, d'après SPULER ⁽¹⁾, les œufs d'un Lépidoptère, *Macroglossa tityrus*, pondus à la face inférieure des *Lonicera*, *Galium*, *Scabiosa*, n'éclosaient que dans la mesure où les feuilles restent vivantes. Si les feuilles tombent et se dessèchent, l'éclosion ne s'effectuerait pas.

3. L'Alimentation

Chaque espèce de Casside a un régime alimentaire assez strict ; mes observations confirment, sur ce point, toutes les précédentes.

Cassida rubiginosa vit sur diverses Carduacées. CORNELIUS ⁽²⁾ et PERRIS l'ont capturée sur *Cirsium arvense*. BEDEL l'indique comme spécialement attirée par les Cirses ⁽³⁾. Je l'ai, pour ma part, vue sur *C. arvense*, mais je l'ai vue en outre, et en abondance, sur *Carduus tenuiflorus*. Suivant toutes probabilités, elle doit vivre également sur d'autres plantes de la même famille.

⁽¹⁾ Cité d'après FRIONNET. *Les premiers états des Lépidoptères français*, t. II, 1910.

⁽²⁾ CORNELIUS. Zur Entwicklungs- und Ernährungsgeschichte einiger Schildkäfertarten. *Stet. ent. Zeit.* 1846.

⁽³⁾ L. BEDEL. *Faune des Coléoptères du bassin de la Seine*, t. V, p. 336.

Cassida deflorata vit aussi sur les Carduacées et semble tout spécialement attirée par *Cynara scolymus*. Suivant BEDEL, elle vivrait sur *Silybum marianum*. Pour ma part, je l'ai capturée sur *Carduus tenuiflorus* et jamais sur *C. arvensis*. Inversement, je n'ai jamais vu *C. rubiginosa* sur *Cynara scolymus*. Cela ne veut pas dire qu'elle ne mangerait pas, à l'occasion, cette dernière plante, mais elle n'est évidemment pas attirée par elle autant que par les autres. Nous voici, dès lors, conduits à une constatation intéressante : *C. deflorata* et *C. rubiginosa*, toutes deux attirées par les Carduacées, ne sont pas également attirées par les mêmes. Tandis que la première subit plus fortement l'influence de *Cirsium arvensis*, la seconde subit plus fortement l'influence de *Cynara scolymus*. Dans l'un et l'autre cas, la spécificité n'est que relative.

La spécificité paraît être plus étroite pour *C. stigmatica*. Cette espèce n'a guère été rencontrée jusqu'ici que sur *Tanacetum vulgare* ; je n'ai pu l'observer moi-même que sur cette dernière plante et dans la station classique des rives de la Seine, à Poissy.

Sur d'autres Composées, vivent *C. prasina* et *C. inquinata*. Je les ai capturés sur *Achillea millefolium*. BEDEL, qui a également capturé *C. prasina* sur la même plante, pense qu'elle vit aussi sur *Matricaria* et *Anthemis*. Le même auteur a observé *C. inquinata* sur les Matricaires, et RÉVELIÈRE l'a vue, en Corse, sur *Anthemis* ; je l'ai capturée sur *Tanacetum vulgare*. La spécificité de ces deux espèces paraît donc étendue dans une certaine mesure.

Enfin, *C. viridis* vit sur diverses Labiées. Je l'ai capturée sur *Mentha aquatilis* et *Lycopus europæus* ; elle a été signalée sur *Stachys recta* et *Galeopsis tetrahit*.

D'une manière générale, du reste, il faut se garder d'attribuer à la spécificité du régime alimentaire une valeur absolue. Des conditions extrêmement diverses peuvent entraîner un Insecte vers une plante ou vers une autre ; et le fait se produit d'autant plus facilement que les plantes se ressemblent davantage par leur constitution. On ne doit pas s'étonner, en conséquence, qu'une espèce envahisse une plante nouvellement introduite dans une région. LATASTE soulignait, en 1876, le fait que *Cassida nebulosa* L. vivait en abondance, en Lozère, sur

Chenopodium quinoa importée des Andes l'année précédente ⁽¹⁾ ; or, cette Casside vit normalement sur les Chénopodiacées et l'on ne saurait être surpris que les propriétés d'un *Chenopodium* exotique soient assez voisines de celles d'un *Chenopodium* indigène pour que le premier attire, avec une suffisante intensité, les parasites habituels du second. Il n'est même pas nécessaire, pour comprendre le phénomène, de faire appel à la théorie du Peuplement des places vides, soutenue par L. CUVÉNOT. C'est toujours d'un *Chenopodium* qu'il s'agit : des Betteraves indigènes, plantées dans le même champ, auraient assurément rempli le même rôle, bien que ne pouvant être considérées, suivant la définition, comme une « place vide ».

Toutefois, le régime alimentaire ne tient pas seulement à l'attraction de l'Insecte par la plante ; d'autres conditions entrent sûrement en ligne de compte, qui modifient cette attraction ou la neutralisent. Souvent, ces conditions échappent à l'observateur ; parfois, cependant, il en peut reconnaître quelques-unes. Relativement aux Cassides, nous ne possédons dans cet ordre de faits que des indications peu nombreuses ; il convient de les noter soigneusement, afin qu'elles servent d'amorce à des recherches plus précises.

Certaines Cassides sont nettement localisées et leur localisation ne dépend pas uniquement de la répartition de la plante nourricière. Deux espèces, en particulier, semblent plus spécialement attirées par les plantes qui croissent dans les lieux humides : *C. stigmatica* vit sur *Tanacetum vulgare* et, d'une manière très générale, sur les pieds qui poussent tout au bord de l'eau. *C. viridis* se rencontre de préférence sur les Labiées qui poussent dans les fossés et les terrains humides.

Quant aux autres conditions qui interviennent dans la répartition de ces deux espèces et des autres Cassides, nous les ignorons pour le moment.

Retenons, dans tous les cas, que la dispersion des Cassides ne se superpose pas nécessairement à celle de leur plante nourricière.

Et, de même, leur répartition sur la plante n'est pas abso-

(1) F. LATASTE. *Ann. Soc. entom. fr.* 1876, p. CCXX.

lument quelconque. Lorsque *C. rubiginosa* envahit un pied de Cirse ou de Chardon, non seulement elle se localise sur les feuilles, mais encore sur la face supérieure des feuilles. *C. deflorata*, *C. viridis*, *C. stigmatica*, *C. inquinata* se localisent de la même manière, elles se montrent exclusivement, ou presque, sur cette face supérieure, pratiquant des mangeures assez régulièrement arrondies et qui ne traversent pas les feuilles. Le fait est vrai, aussi bien pour les adultes que pour les larves. Dans le cas particulier de *C. stigmatica*, les larves âgées et les adultes dévorent largement la feuille sans respecter aucune de ses parties, mais cela tient à la forme découpée des feuilles de *Tanacetum*.

Ce cas mis à part, la localisation est très frappante. Je me suis demandé quel pouvait en être le déterminisme. Pour ce qui est de la larve, l'idée que la localisation était liée à la présence d'un paquet stercoral sur la fourche anale venait aussitôt à l'esprit, et bien que cette hypothèse ne parût guère probable, il fallait néanmoins l'envisager. Elle tombe d'elle-même, d'ailleurs, car elle ne correspond pas à un fait général et ne saurait expliquer que les adultes de toutes les espèces et les larves des espèces sans paquet stercoral se comportent de la même manière.

Quelques essais expérimentaux corroborent ces raisonnements *a priori*. Dans plusieurs tubes à essai, je dispose des feuilles d'Artichaut, soit horizontalement de façon à ce que la face supérieure de la feuille regarde en dessous, soit verticalement de façon à ce que les deux faces se trouvent dans la même position et reçoivent un éclaircissement de même intensité. Des adultes ou des larves sont introduits dans les tubes ainsi disposés, en ayant soin d'éviter toute influence capable d'entraîner les individus d'un côté ou de l'autre. Une partie des individus est déposée sur la paroi du tube, l'autre sur la face de la feuille regardant en haut (face inférieure). Dans le plus grand nombre des cas, les Insectes viennent se placer sur la face supérieure regardant en dessous et entament les feuilles par cette face ; de même, les individus placés dans le tube à feuilles verticales entament le plus souvent la feuille par la face supérieure. Le résultat ne laisse aucun doute ; c'est n'est pas une question de chance qui envoie

l'Insecte sur une face plutôt que sur une autre, car les exceptions sont peu nombreuses et résultent d'interférences diverses ; ce n'est pas non plus une position déterminée dans l'espace qui attire, et l'on ne peut s'arrêter à l'idée d'un géotropisme négatif orientant l'Insecte d'une certaine manière.

Après divers essais, et en suivant attentivement les individus mis en expériences, je suis arrivé à conclure que la face supérieure n'exerce aucune attraction spéciale, tandis que la face inférieure exerce une sorte de répulsion. L'action est, d'ailleurs, d'ordre purement mécanique et tient à l'épaisseur de l'épiderme inférieur. Cet épiderme, notamment sur les feuilles de Carduacées, est nettement plus épais que l'épiderme supérieur ; il offre aux mandibules une résistance que n'offre pas l'épiderme supérieur. Le déterminisme serait alors le suivant : l'Insecte est attiré par les feuilles d'une plante déterminée ; s'il aborde ces feuilles par la face inférieure et s'il mord, ses mandibules ne parviennent pas à entamer ou entament mal ; dès lors, il n'est plus spécialement retenu par un point de la feuille plutôt que par un autre et subit plus aisément les diverses excitations motrices qui s'exercent sur lui et le mettent en mouvement. Néanmoins, retenu par la feuille, il ne l'abandonne pas et se déplace simplement sur elle ; il parvient ainsi à la face supérieure, mord de nouveau et, rencontrant alors des parties plus molles, il est définitivement retenu.

Au surplus, il convient de remarquer que les individus placés sur la face inférieure, ou qui y viennent sous une influence quelconque, y stationnent sans aucune difficulté, et même l'attaquent avec leurs mandibules ; mais ils l'abandonnent assez rapidement et gagnent la face supérieure.

Remarquons, en outre, que la mangeure ne traverse généralement pas la feuille et s'arrête nettement au contact de l'épiderme inférieur. Au contraire, quand la mangeure débute par la face inférieure, elle ne s'arrête pas toujours à l'épiderme supérieur et l'Insecte troue la feuille de part en part. La perforation a également lieu quand la feuille est particulièrement mince, comme il arrive pour les feuilles jeunes de *Cirses*, les feuilles de *Lycopus* et d'autres plantes.

Tous ces faits donnent bien le déterminisme d'un compor-

tement qui paraît assez singulier au premier abord. La position de l'Insecte, larve ou adulte, sur la plante ne répond à aucune nécessité spéciale ; elle est simplement fonction de la structure des feuilles et de l'épaisseur de l'épiderme. Supérieur ou inférieur, celui-ci offre toujours une certaine résistance ; quand la résistance est brisée, l'Insecte se trouvant au contact d'un parenchyme relativement tendre ronge sans difficulté ; en parvenant au contact de l'autre épiderme, il trouve une différence de consistance qui l'arrête généralement. De là l'aspect habituel des mangeures.

4. Formation du paquet stercoral

Abstraction faite de la manière dont elles mangent et se tiennent sur la face supérieure des feuilles, les larves de Cassides méritent un examen spécial, en raison du paquet stercoral qu'un certain nombre d'entre elles portent constamment accroché à leur segment anal.

Ce paquet stercoral n'a pas été examiné jusqu'ici avec un soin suffisant, quant à son mode de formation et quant à ses conséquences sur la vie de l'animal.

Sur le premier point, RÉAUMUR ⁽¹⁾ émet l'avis que l'Insecte élève plus ou moins son anus quand il veut, laisse tomber les excréments sur la fourche, les arrange et les pousse en avant au fur et à mesure de leur production. CHAPUIS et CANDÈZE adoptent cette explication et la précisent : « la fourche que porte le segment anal se replie vers la partie antérieure de l'Insecte de manière à former avec le corps un angle ouvert en avant ; l'anus s'ouvre près de cet appendice et lorsque la larve rejette ses excréments, ils sont retenus sur la fourche. Par suite de leur accumulation, ils sont poussés en avant, se collent les uns aux autres... ». CORNÉLIUS ⁽²⁾ n'a pas examiné la question de plus près et lui accorde une mention sommaire à propos de *C. sanguinosa* Crtz ⁽³⁾. Plus récemment, MUIR et SHARP ⁽⁴⁾, poussant l'analyse du mécanisme un peu plus

(1) RÉAUMUR. *Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes*, 1737, t. III, p. 235 et sq.

(2) F. CHAPUIS et J. CANDÈZE. Catalogue des larves de Coléoptères. *Mém. Soc. sci. de Liège*, t. VIII, 1853.

(3) CORNÉLIUS. *Op. cit.*

(4) MUIR et SHARP. *Op. cit.*

loin, ont vu qu'il était lié aux mues ; nous allons y revenir.

Sur le second point, deux opinions ont été émises, l'une par CANDÈZE qui voit dans le paquet stercoral un moyen de défense contre les ennemis, l'autre par WEISE qui le considère comme une protection contre la sécheresse. MUIR et SHARP paraissent accepter l'une et l'autre manière de voir.

a) *Constitution du paquet stercoral*. — Ce qui caractérise le paquet stercoral, c'est qu'il commence à se former dès que la larve rejette ses premiers excréments et renferme tous les excréments que la larve rejette de sa naissance à la nymphose. Le paquet s'accroît donc graduellement au cours de la vie larvaire. Naturellement, le dépôt de matières se fait par l'arrière. Néanmoins, le paquet ne déborde pas l'extrémité postérieure de la larve ; tout se passe comme s'il progressait d'arrière en avant, comme s'il était refoulé ; et l'on s'explique très bien l'erreur commise par RÉAUMUR. Toutefois, si l'on examine avec soin la constitution de ce paquet, comme l'ont fait MUIR et SHARP et comme je l'ai fait après eux ⁽¹⁾, on découvre un mécanisme tout autre. Ce paquet ne renferme pas seulement les excréments de la larve, mais aussi les dépouilles des mues successives. RÉAUMUR a bien aperçu une exuvie en dessous du paquet, mais il n'en a vu qu'une ; CHAPUIS et CANDÈZE ont fait une constatation analogue, mais ils n'en ont pas compris l'intérêt : « cette espèce d'opercule formé des excréments de la larve, quelquefois aussi des dépouilles de ses mues... », écrivent-ils. Et CORNELIUS, avant eux, s'exprimait d'une manière analogue : « Auf diesen Dornen trägt die Larve ihren Unrath, der meistens mit Hautüberresten von der Häutung vermenget ist ». PERRIS parle de la « fourche caudale chargée de la peau chiffonnée de la dernière mue et de très peu d'excréments » à propos du *C. margaritacea* ⁽²⁾. LÉON DUFOUR ⁽³⁾, au contraire, estime que la première mue seule tient à la fourche et sert de base aux premières masses stercorales.

⁽¹⁾ EL. RABAUD Notes sommaires sur la biologie des Cassides. II. Le cycle évolutif, les mues et le paquet d'excrément. *Bul. Soc. ent. fr.* 1915. Au moment où j'ai publié cette note, le travail de MUIR et SHARP avait encore échappé à mes recherches bibliographiques.

⁽²⁾ Op. cit., 1876.

⁽³⁾ LÉON DUFOUR. Histoire des métamorphoses de *C. maculata*. *Ann. Soc. nat.*, 1847.

Ces divergences entre les auteurs ne proviennent pas des différences entre les espèces, mais d'observations insuffisantes. Au point de vue des mues, toutes les Cassides se comportent de la même manière et mes observations, complétant celles de MUIR et SHARP, autorisent une généralisation sans réserves. En fait, la larve n'abandonne complètement aucune de ses mues ; toutes demeurent successivement accrochées à l'extrémité de la fourche, la plus antérieure étant naturellement la plus ancienne. On le voit nettement sur les larves qui n'ont pas de paquet stercoral (fig. 3) ; mais on le voit aussi sur les autres. En examinant par-dessous le paquet stercoral d'une larve âgée,

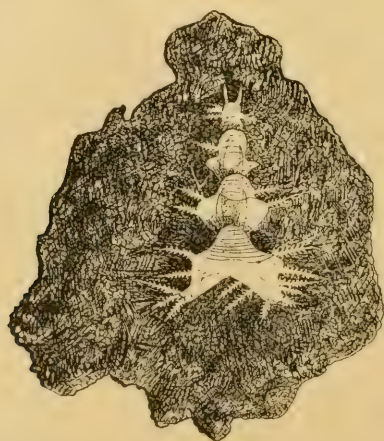


Fig. 4. — Paquet exuvio-stercoral de *Cassida rubiginosa*, vu en dessous.
Les 4 exuvies successives sont nettement distinctes.

on aperçoit nettement les 4 exuvies disposées en file et collées aux excréments (fig. 4). Dès lors, on comprend, sans aucune difficulté, d'où provient l'illusion d'une progression du paquet d'arrière en avant : chaque exuvie se trouvant en arrière de la précédente, le paquet stercoral formé pendant le premier âge sera nécessairement situé en avant du paquet stercoral formé pendant le second âge, et ainsi de suite, car les nouvelles masses d'excréments s'accumulent sur l'exuvie la plus rapprochée de l'anus, c'est-à-dire sur la plus récente. Entre deux mues, le paquet stercoral n'est nullement refoulé en avant, il s'accroît en arrière, s'élargit à gauche et à droite à mesure

que la larve grandit ; l'extrême-avant, fait des premières déjections, est très étroit, tandis que le bord postérieur est, au contraire, large et épais ; l'ensemble affecte la forme d'un triangle.

Le processus se trouve ainsi complètement élucidé.

b) Déterminisme de la formation du paquet stercoral. —

Reste alors à savoir comment les excréments sont rejetés sur la fourche qui prolonge le 8^e segment. La question ne manque pas d'importance ; elle touche directement à la question de l'instinct, et d'autant plus que toutes les Cassides ne rejettent pas leurs excréments sur la fourche. A quoi tient donc cette différence de comportement et que signifie-elle ?

Sur cette question, tous les auteurs sont muets. Tous ont constaté la différence, mais aucun d'eux ne semble y avoir prêté une attention suffisante. Naturellement, certains d'entre eux, à la suite de RÉAUMUR, invoquent la « volonté » de l'animal qui fixerait les excréments aux points convenables ⁽¹⁾ ; Em. BLANCHARD affirme, même, que la larve pourrait se débarrasser de son paquet par un mouvement brusque ⁽²⁾. J. WEISS, constatant l'absence de paquet chez *C. stigmatica*, explique que « der After offnet sich nich also nach oben und vorn, sondern nach hinten » ⁽³⁾ ; mais il ne dit pas si cette direction différente de l'anوس tient à l'activité propre de l'animal ou à une disposition anatomique. L'indication reste donc vague ; elle est d'ailleurs très incomplète.

Il s'agit, en réalité, d'une différence anatomique extrêmement nette, et que nul auteur, à ma connaissance, ne paraît avoir entrevue. Ce qui frappe, au premier abord, quand on compare une larve portant un paquet avec une autre qui n'en porte pas, c'est la similitude complète de conformation extérieure et d'attitude. Les unes comme les autres ont une fourche fixée sur le 8^e segment abdominal et cette fourche retient les exuvies toutes, tiennent l'abdomen relevé de telle manière que l'anوس regarde en haut et que la fourche soit horizontale. Cette attitude dépend d'une contraction tonique qui cesse rare-

⁽¹⁾ L. DUFOUR. *Op. cit.*

⁽²⁾ Em. BLANCHARD. *Métamorphoses, mœurs et instincts des Insectes*, Paris, 1877.

⁽³⁾ J. WEISS. Bemerkung über die ersten Stände von *Cassida stigmatica*. *Stellent Zeit*, 1908.

ment. Parfois, cependant, le corps entier s'allonge horizontalement et la fourche devient alors verticale. J'ai longuement observé *C. stigmatica* et *C. prasina*, larves dépourvues de paquet, et me suis assuré que cette attitude persiste pendant qu'elles marchent ou qu'elles mangent, tout comme chez *C. deflorata*, *C. rubiginosa*, *C. viridis*, *C. pusilla*, qui portent un paquet. Chez les unes et les autres, l'attitude est liée à un réflexe ; on peut l'exagérer en touchant légèrement un point du tégument dorsal, ou le supprimer en touchant un point du tégument abdomino-ventral ; c'est une attitude entièrement indépendante de la formation ou de l'existence d'un paquet stercoral.

Quant au mécanisme même de la formation, il dépend du mode de constitution de la partie terminale de l'abdomen et du mode de fonctionnement du rectum. Pour saisir clairement ce

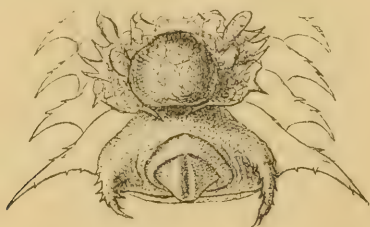


Fig. 2. — Orifice anal de Casside, vu en-dessus.

mécanisme, il faut comparer avec soin la larve au repos avec la larve au moment de la défécation. Chez la larve au repos, l'anus s'ouvre, ou paraît s'ouvrir, à l'extrémité du 8^e segment (fig. 2). Dès que la défécation va s'effectuer, il se produit un mouvement de dévagination de l'extrémité postérieure de l'abdomen, et deux nouveaux segments apparaissent à la suite l'un de l'autre, tous deux étroits, le second presque cylindrique, d'aspect chitineux et mat (fig. 3 et 5). A n'en pas douter, ce sont les 9^e et 10^e segments abdominaux s'emboîtant l'un dans l'autre ; une fois dévaginés, ils sont rigides et peu mobiles. Tous deux existent chez les diverses larves de Cassides, qu'elles aient ou non un paquet stercoral ; ils sont très visibles et le mouvement de dévagination les met en particulier relief. Il semble, cependant, qu'ils ont été pris par les divers observateurs pour le

rectum lui-même. L. DUFOUR, notamment, signale un prolapsus rectal, sans faire aucune allusion à l'existence de segments abdominaux invaginés à l'état de repos. Or, c'est là, précisément, que git la différence entre les deux groupes de larves de Cassides.

Chez celles qui n'ont pas de paquet stercoral, telle que *C. stigmatica*, une fois dévaginés les deux derniers segments abdominaux, la défécation n'est accompagnée que d'une très légère dévagination du rectum, formant bourrelet à l'extré-

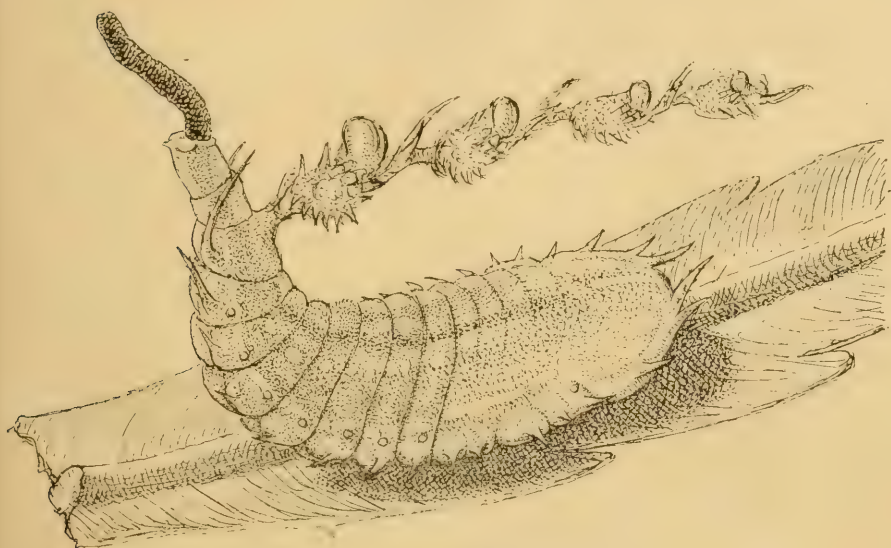


Fig. 3. — *Cassida stigmatica*. Dévagination des deux segments terminaux de l'abdomen.

mité du 10^e segment (fig. 3 et 4). Dans ces conditions, l'anus regarde directement en haut, les excréments sont projetés dans la même direction et retombent généralement en arrière.

Chez les larves qui ont un paquet stercoral fixé sur la fourche, à la dévagination des deux derniers segments abdominaux fait suite un prolapsus rectal considérable (fig. 5). Le segment de rectum, qui sort ainsi à l'extérieur, se différencie nettement des segments abdominaux auxquels il fait suite. Sa surface est luisante, sa paroi transparente, sa consistance molle; il est souple et mobile. De plus, la dévagination de ce « segment »

s'effectue au moment même de la défécation, tandis que la dévagination des deux autres constitue un premier temps, qui



Fig. 4. — *Cassia stigmatica*. Extrémité terminale de l'abdomen très grossie, pour montrer le bourrelet rectal.

précède parfois d'assez loin le second. Enfin, on n'aperçoit, à l'extrémité de ce « segment », rien de semblable au bourrelet



Fig. 5. — *Cassida rubiginosa*. Dévagination des deux segments terminaux et prolapsus rectal.

qui apparaît au moment de la défécation chez *C. stigmatica* ou *prasina* : ce « segment » représente précisément le bourrelet. Il faut noter, en outre, que le mouvement de dévagi-

nation rectale diffère de celui des segments abdominaux : celui-ci est un mouvement de projection direct, rectiligne ; celui-là est nettement hélicoïdal.

Une fois complètement dévaginé, le rectum décrit une courbe à concavité antérieure, de sorte que l'anus regarde obliquement en haut et en avant. En conséquence, les excréments sont rejetés dans la même direction et tombent sur les exuvies. Le rectum se déplaçant légèrement dans le sens latéral sous des influences diverses, les excréments tombent tantôt d'un côté, tantôt de l'autre, rarement au milieu. Quand la matière est de consistance molle (*C. rubiginosa*, *C. deflorata*, *C. inquinata*), elle forme une masse compacte ; quand elle est de consistance plus ferme (*C. viridis*) la masse excrémentitielle conserve la forme cylindrique qu'elle possède au sortir du rectum, et les apports successifs constituent une sorte de buisson, nettement séparé en deux parties symétriques.

Le prolapsus, en tout cas, persiste tant que le paquet demeure attaché à l'orifice rectal ; je l'ai vu persister chez *C. viridis*, durant 5 heures consécutives. De même, le bourrelet persiste, chez *C. stigmatica*, jusqu'à la chute de l'excrément.

Il existe donc un parallélisme très remarquable entre les deux groupes de Cassides. Leur attitude normale, leur constitution morphologique est la même ; la différence réside essentiellement dans l'étendue du prolapsus rectal ⁽¹⁾, considérable dans un cas, très limité dans l'autre. L'opposition paraît extrêmement nette. Pourtant, il n'y a peut-être pas, entre les deux groupes, une séparation absolument tranchée. MUIR et SHARP, en effet, décrivent une Casside, *Aspidiomorpha tecta*, dont le paquet stercoral, en buisson, est exclusivement en rapport avec la première exuvie et ne se forme, par conséquent, que pendant une courte période, dans les premiers temps de la vie. Il en résulte, nécessairement, que le prolapsus rectal, considérable au début, après l'éclosion, diminue après la

⁽¹⁾ Il existe aussi des différences entre les segments dévaginés, que l'on aperçoit en comparant les figures 3 et 5. Chez *C. stigmatica*, notamment, l'axe de ces deux segments est légèrement oblique sur l'axe du 8^e segment, tandis que ces deux axes se confondent chez *C. rubiginosa*. Mais ce léger changement de direction ne suffirait pas à supprimer ou à déterminer la formation du paquet stercoral ; le prolapsus rectal joue incontestablement le rôle essentiel.

première mue, à tel point que les excréments ne tombent plus sur la fourche. Le fait témoigne d'un changement important dans l'état du tube digestif, changement qui survient entre le moment de l'éclosion et celui de la deuxième mue. Aucune autre explication n'est possible en l'état actuel de nos connaissances. On pourrait supposer, évidemment, que la larve cesse de rejeter ses excréments sur la fourche, parce qu'elle n'en éprouve plus le besoin. Mais ce mode d'interprétation impliquerait que la formation du paquet stercoral tient à un effort spécial et volontaire de la larve. Or, chez les Cassides que j'ai observées, la dévagination entraîne mécaniquement le rectum dans la direction postéro-antérieure, en raison même de sa forme anatomique. On en peut fournir la preuve expérimentale par le procédé suivant : lorsque le prolapsus est complet chez *C. deflorata*, l'excitation du rectum au moyen d'une aiguille fine détermine une contraction localisée ; en excitant un point de la paroi postérieure, la contraction se localise en arrière en même temps que le prolapsus se réduit légèrement ; le rectum subit alors une flexion en angle droit, telle que sa moitié terminale demeure seule évaginée et que l'anus regarde en arrière. Au moment de la défécation, le coude ainsi produit arrête le paquet stercoral, jusqu'à ce qu'une forte poussée entraîne la dévagination complète et le redressement du rectum. Le redressement est brusque, le rectum prend aussitôt la direction postéro-antérieure, et l'on voit bien alors qu'il n'en peut pas prendre une autre.

Force nous est donc d'admettre que le changement constaté chez *Aspidiomorpha tecta* provient d'un changement anatomique, d'une véritable métamorphose survenue au cours même de la vie larvaire.

5. Conséquences et conclusions

L'ensemble de ces faits demande à être envisagé d'un point de vue général. En toute occasion, lorsque les naturalistes constatent une disposition anatomique ou un comportement, ils en recherchent aussitôt l'utilité, mettent la première sur le compte de l'*adaptation* et le second sur le compte de l'*instinct*. *A priori*, ils considèrent que ces deux mots fournissent une

explication suffisante et définitive ; ils prouvent l'utilité par l'adaptation ou l'instinct, démontrant ensuite l'adaptation et l'instinct par l'utilité. Mais, constamment, ils négligent de faire une démonstration véritable, fondée sur une analyse étroite du processus. Procédé facile, reposant pour l'esprit, car il aboutit toujours à montrer que tout se passe toujours de la meilleure façon et ne peut se passer d'autre sorte.

En prenant, toutefois, les faits sous un autre biais, en essayant d'éviter de s'enfermer dans un cercle, en s'efforçant d'observer sans idée préconçue, en comparant les organismes semblables vivant dans des conditions analogues, on parvient à une conception certainement plus exacte des phénomènes. Le comportement des Cassides nous en fournit un très remarquable exemple.

Nous constatons que nombre de ces Insectes mangent *sur* les feuilles et pondent *en dessous*. On peut imaginer, à coup sûr et sans peine, que chacun de ces procédés procure un avantage spécial. En se tenant *sur* les feuilles, la larve n'assurerait-elle pas au paquet stercoral une position telle que le corps serait presque entièrement dissimulé ? En pondant *sous* les feuilles, la femelle ne dissimulerait-elle pas les œufs aux regards ennemis ? Quelques secondes suffisent pour imaginer des explications de ce genre qui trouvent un crédit immédiat auprès de la plupart des lecteurs. Acceptées sans discussion, elles deviennent l'expression stricte de la Vérité pure et acquièrent la valeur d'un argument d'autorité. Et cependant elles partent d'une hypothèse sans fondement, l'hypothèse que tout comportement dérive de la nécessité de se défendre contre des ennemis nombreux et variés. L'explication une fois admise, la question se trouve aussitôt résolue et la recherche arrêtée.

Mais il faudrait, au préalable, démontrer l'hypothèse initiale. Dans le cas particulier des Cassides, quelques essais la réduisent vite à sa juste valeur. Que l'on retourne les feuilles dans un sens ou dans un autre, les larves les abordent toujours par la même face et les femelles pondent toujours sur la même face ; les observations dans la nature donnent des indications analogues. D'ailleurs, les adultes, qui n'ont pas de paquet stercoral, mangent en dessus, aussi bien que les

larves, et l'on constate une correspondance nette entre cette façon de manger et la constitution anatomique des feuilles. De même, les femelles pondent sur le côté où la feuille présente le plus de creux ou de reliefs ; elles pondent indistinctement en dessus ou en dessous si les accidents de surface s'équivalent des deux côtés. La liaison étroite de l'Insecte avec les conditions extérieures, en fonction de sa constitution, apparaît alors avec la plus grande netteté ; la force musculaire de ses pièces buccales lui font éprouver plus de résistance d'un côté que de l'autre, et l'élongation de l'abdomen se fait mal sur une surface régulièrement plane.

Quant à l'importance que peuvent avoir ces divers effets sur la vie de l'individu, sur la façon dont il échappe aux diverses causes de destruction, cette importance est tout à fait nulle. Où qu'il mange et où qu'il ponde, l'Insecte aura les mêmes chances de survivre ; cette partie de son comportement ne lui procure ni avantage ni désavantage : elle est tout à fait quelconque.

Par contre, le fait que les œufs n'éclosent pas si la feuille qui les porte ne demeure pas fraîche constitue un véritable danger, dont on n'aperçoit vraiment pas la contre-partie. Cette sensibilité à la dessiccation est un désavantage évident, et si toutes les espèces de Cassides n'ont pas depuis longtemps disparu, c'est, assurément, une pure chance. On cherche en vain par quelle subtilité scholastique on transformerait cette propriété nuisible des œufs de Cassides en un avantage, même léger. Il est bien clair que la persistance de ces œufs ne saurait être attribuée à un processus de sélection ; le fait, pour une ponte, de se développer ou de disparaître tient uniquement aux circonstances diverses qui laissent ou non vivantes les feuilles portant des pontes, et ces circonstances ne dépendent en aucune manière des propriétés spéciales des œufs. L'avantage appartient certainement aux œufs qui se développent indépendamment de l'état du support ; or les Cassides persistent et les œufs d'aucune d'elles ne possèdent pareil avantage : on ne saurait souhaiter plus évidente preuve de l'inefficacité de la sélection darwinienne.

Les pontes de Cassides donnent encore une autre indication de même sens. L'enduit noirâtre qui revêt un certain nombre

d'entre elles a-t-il pour effet, comme la plupart des auteurs le pensent, de dissimuler les œufs en leur donnant l'apparence d'excréments ? Nous avons vu que cette interprétation ne tenait pas compte de tous les faits. Les pontes de certaines espèces, *C. stigmatica* en particulier, ne sont point recouvertes d'un pareil enduit. Or, ces Cassides persistent : dans les stations où elles vivent, elles se multiplient en grand nombre : l'absence de « protection » fournie par l'apparence des pontes ne se fait donc point sentir. Sûrement, les auteurs ont mis trop de hâte à déclarer utile une disposition probablement quelconque, dont on peut dire simplement qu'elle n'empêche pas les œufs de se développer, qu'elle n'est pas nuisible. Elle fait partie de cette catégorie de « caractères indifférents », au sujet desquels les naturalistes se demandent s'ils donnent ou non prise à la sélection. Mais l'« indifférence » n'existe que par rapport à des « avantages » hypothétiques et, à proprement parler, la question n'a pas de sens. Ici, tout spécialement, elle n'a de sens en aucune manière. Divers auteurs pensent, en effet, que ces « caractères indifférents » sont liés à un « caractère utile ». Or, si nous envisageons les pontes, nous apercevons un « caractère nuisible », la sensibilité des œufs à la dessiccation, commune à toutes les espèces ; nous n'apercevons rien qui soit particulier aux pontes revêtues d'un enduit noirâtre et les distingue des autres. Par quelque bout qu'on la prenne, la sélection n'intervient donc ici à aucun titre.

*
* *

L'existence ou l'absence de paquet stercoral soulève aussi des questions de même ordre, sous une forme plus précise peut-être. Tout d'abord la question de l'instinct.

L'existence du paquet, sa fabrication, passent pour être le produit d'un « instinct » qui pousserait la larve à construire un parasol ou un bouclier. L'instinct résiderait, évidemment, dans ce fait que la larve dévagine son rectum et le tourne de telle manière que les excréments tombent sur une fourche, précisément disposée pour les recevoir. Et, naturellement cet instinct aurait un résultat — ou un but — utile.

Ici encore, l'analyse précise des faits, la comparaison d'organismes se ressemblant de très près, conduisent à une interpré-

tation rationnelle. D'instinct, au sens de stimulus interne, d'impulsion que subirait l'animal en dehors des influences externes et des dispositions anatomiques, il n'y en a pas. Rien ne permet de concevoir une propriété mystérieuse qui pousserait l'animal à se comporter d'une certaine manière spécialement avantageuse : tout réside dans une disposition anatomique et dans un mode de fonctionnement du tube digestif, plus spécialement du rectum, fonctionnement purement mécanique et non pas manœuvre soumise à l'intervention active de l'animal. Qu'il le « veuille » ou non, le prolapsus rectal se produit au moment de la défécation, et de telle manière que les excréments tombent sur la fourche chargée des exuvies. Ce fonctionnement se réduit à lui-même ; l'attitude spéciale de la larve n'en dépend nullement par voie de cause à effet : cette attitude existe aussi bien en l'absence du prolapsus rectal. Tout se ramène donc, en dernière analyse, à un réflexe fixe, nettement déterminé par le passage de la masse fécale. Il ne diffère pas essentiellement du réflexe qui se produit constamment en pareille occurrence ; il n'y a qu'une disposition anatomique en plus, qui donne au réflexe un résultat particulièrement visible. Ce résultat attire l'attention, il excite l'imagination et entraîne à des interprétations erronées.

L'erreur apparaît dès que l'on examine la question de savoir si l'existence du paquet stercoral joue un rôle utile dans la vie des larves. Moyen de défense, a-t-on dit ; et cette fin utile une fois admise, justifiait l'interprétation. Examinons-la donc.

Le paquet stercoral dissimulerait les larves à leurs ennemis, en même temps qu'il permettrait de chasser ceux qui approcheraient à trop courte distance. Les faits connus vont exactement à l'encontre de cette manière de voir. Au point de vue du mimétisme et de l'homochromie, il est bien prouvé, je pense, que nous attribuons aux animaux notre propre appréciation des formes et des couleurs, commettant ainsi une grave erreur. J'ai trop longuement insisté ailleurs sur ce point pour y revenir ici ⁽¹⁾.

(1) Etienne RABAUD : a) Qu'est-ce que le Mimétisme, *Revue du Mois*, 1912 ;

b) Les défenses de l'organisme et la persistance des espèces, *Revue philosophique*, 1917.

c) Essai sur la vie et la mort des espèces, *Bul. Sci. Fr.-Bel.*, 1917.

Ce point de vue, du reste, se relie étroitement au suivant. Car si nous constatons que les larves de Cassides sont soumises à l'attaque effective et efficace de parasites ou de prédateurs, la valeur d'un moyen de défense, quel qu'il soit, diminue singulièrement. Muir et SHARP ⁽¹⁾ ne paraissent pas avoir observé de parasites pour les larves munies de paquet stercoral. Cela prouve, probablement, que leurs observations sont incomplètes. Pour ma part, j'ai obtenu d'une larve de *C. rubiginosa* un essaim de 4 ou 5 Chalcidiens non déterminés, et j'ai trouvé un assez grand nombre d'individus infestés par des parasites divers. Avec W.-R. THOMPSON, notamment, j'ai obtenu une Tachinaire, *Minella chalybeata*, qui évolue chez l'imago, mais s'installe, suivant toute vraisemblance, au cours de la période larvaire ⁽²⁾. De plus, j'ai rencontré des larves de Chrysope dévorant des larves de *Cassida inquinata*. L'agresseur tenait sa victime par le milieu de la région dorsale, c'est-à-dire par la région que « protège » le mieux l'amas stercoral.

La présence de cet amas ne trompe donc ni prédateur ni parasite. Bien mieux, les larves de Cassides facilitent, en quelque sorte, les agressions, grâce à leur faible sensibilité au contact. De petits Insectes ou des Acariens, d'ailleurs inoffensifs, peuvent courir sur le dos de *Cassida deflorata* ou de *C. rubiginosa* sans provoquer aucune exagération de la flexion tonique qui maintient l'anus relevé et la fourche horizontale. Au bout d'une demi-minute, environ, les marches et contre-marches provoquent un très léger mouvement de flexion, mais beaucoup trop faible pour chasser l'Insecte ou l'Acarien. Dans les mêmes conditions, une Tachinaire aurait eu le temps de déposer un ou plusieurs œufs, un Chalcidien aurait pu piquer et pondre. Les réactions de la larve sont telles, en effet, qu'une piqure ainsi faite doit déterminer un mouvement insignifiant. Il faut appuyer assez fort avec une pointe très fine, (une épine de Cirse), sur le tégument des larves de *C. rubiginosa* pour obtenir un mouvement, et encore ce mouvement ne suffirait-il pas à produire un effet utile. Le mouvement a lieu d'arrière en avant si la piqure porte sur la face dorsale, d'avant

(1) MUIR et SHARP. *Op. cit.*

(2) RABAUD et W.-R. THOMPSON. Note biologique sur *Minella chalybeata*, parasite de *Cassida deflorata*. *Bull. Soc. ent. fr.*, 1914.

en arrière si elle porte sur la face ventrale relevée, il a lieu dans le plan antéro-postérieur, et non dans le plan transversal. Par suite, le paquet stercoral n'est incliné ni à droite, ni à gauche, mais toujours en avant ou en arrière. Dans ces conditions, si un parasite se pose sur une larve de Casside, cette larve bougera peut-être au moment de la piqure, mais il sera souvent trop tard à ce moment; et d'ailleurs, l'amplitude du mouvement sera insuffisante ou sa direction le rendra inopérant.

Il faut, enfin, spécifier que si le mouvement se produit, c'est toujours à la suite d'un contact immédiat. Certains auteurs pensent que les Cassides agitent et redressent leur paquet stercoral à l'approche d'un danger. Mais le discernement de ces larves ne va pas jusque-là; elles s'agitent sous l'action d'une excitation effective; les bruits extérieurs, même les secousses légères qui se produisent dans leur voisinage, ne provoquent guère de réaction: tout semble conduire donc à conclure que le paquet stercoral ne joue pas de rôle dans la « défense ».

Et cette conclusion s'impose de façon péremptoire si nous nous souvenons qu'outre les Cassides qui rejettent leurs excréments sur la fourche, d'autres existent qui les rejettent en arrière et en dehors d'elles. Or, ces deux groupes de larves, on ne l'a pas assez remarqué, mènent exactement le même genre de vie, et cette similitude va, parfois, jusqu'au régime alimentaire. Elles courent donc les mêmes dangers, elles sont soumises à un ensemble de conditions communes, et les unes persistent comme les autres, sans qu'un agresseur quelconque décime les unes plus que les autres.

Le paquet stercoral protégerait-il les larves contre la sécheresse? L'hypothèse mérite à peine de nous arrêter. Pour en mesurer la valeur, il suffit de constater que toutes les Cassides vivent en plein soleil, à la face supérieure des feuilles, aussi bien celles dont la fourche porte seulement les exuvies, que celles dont la fourche porte, en outre, les excréments. De plus, au moment de la nymphose, le paquet stercoral tombe très souvent. Tournant toujours dans le même cercle vicieux, les auteurs pensent qu'à ce moment le paquet devient inutile:

on n'aperçoit cependant pas que les agresseurs deviennent moins nombreux ni le soleil moins vif. Si le paquet tombe et que les nymphes persistent, l'inutilité du paquet devient décidément évidente — et avec elle l'inutilité du prolapsus rectal, de la flexion tonique du corps, de la fourche même qui retient les exuvies ; visiblement, l'absence de paquet n'entraîne aucune conséquence et sa présence ne diminue pas les risques courus.

*
* *

Alors se pose l'ultime question.

En présence des dispositions et du fonctionnement comparables à ceux que nous observons chez les Cassides, les naturalistes imaginent d'abord leur utilité, puis ils recherchent l'origine de l'« adaptation » qui met si exactement les organismes en harmonie avec les conditions de vie. Nous nous trouvons ici en présence de faits particulièrement précis pour l'examen de ce point de vue.

Si nous entendons par « adaptation » cette mise en harmonie des organismes et de leurs conditions d'existence, nous aboutissons à une contradiction majeure. Morphologiquement, les larves de Cassides ne diffèrent guère les unes des autres que par la forme générale des épines latérales, rameuses chez les unes et simples chez les autres ; éthologiquement, elles ont le même genre de vie, subissent les mêmes influences, courent les mêmes risques ; or, les unes forment un paquet que les autres ne forment pas. Il semblerait, pourtant, qu'à des organismes si voisins, placés dans des conditions analogues et parfois identiques « convienne » une seule et même « adaptation ». Or, du point de vue anatomique, nous en constatons indiscutablement deux.

Serait-ce alors que l'une est une disposition primitive et l'autre une disposition secondaire ? Comment en décider ? L'analyse des faits ne montre nullement que la production d'un prolapsus rectal et la formation du paquet stercoral réalisent un perfectionnement et doivent être considérés comme d'origine récente. A certains égards, cependant, on serait tenté d'adopter cette solution. Toutes les Cassides possèdent une fourche et, chez toutes, les exuvies demeurent atta-

chées à la fourche ; ne pourrait-on, dès lors, penser que l'apparition de la fourche, la façon dont s'effectuent les mues, sont une « adaptation » primitive et que le prolapsus et le paquet représentent une complication secondaire ? Il faudrait alors fournir la preuve que les exuvies placées en file sur la fourche procurent un avantage à la larve, mais un avantage insuffisant, qu'améliore beaucoup l'adjonction des excréments. Or, non seulement nous n'avons pas cette preuve, mais nous aurions aisément la preuve que le paquet d'exuvies et, par suite, la fourche, n'interviennent nullement dans la vie des Cassides, que leur absence n'apporte de trouble à aucun degré, qu'ils ne procurent nul avantage. Où serait alors l'« adaptation » ? à quel genre de vie correspondrait cette disposition morphologique et cette particularité des mues ?

Ces questions ne comportent aucune réponse. On pourrait soutenir avec autant de raison que la fourche portant les exuvies seules est le reste d'une disposition plus complexe aboutissant à la formation d'un paquet stercoral. Et de fait, le cas d'*Aspidiomorpha tecta*, qui a un paquet stercoral pendant le premier âge, puis cesse d'en avoir, semblerait indiquer que l'existence du paquet correspond à un état primitif et son absence à un perfectionnement. Mais alors que signifie ce changement d'« adaptation » ? Non seulement les larves de toutes les espèces vivent de la même manière, mieux encore la larve d'*Aspidiomorpha* conserve, durant toute son existence, le même genre de vie, elle demeure exactement dans les mêmes conditions. Rien ne permet donc de supposer que le changement constaté soit une amélioration. Si l'une des dispositions est une adaptation aux conditions de vie, celles-ci restant les mêmes l'autre disposition est aussi une adaptation. Nous nous trouvons en face d'une contradiction majeure. Il nous reste la ressource de penser que les deux dispositions dérivent d'une troisième ; mais nous n'en comprendrons pas mieux qu'elles soient toutes deux des adaptations différentes d'organismes très comparables à des conditions identiques.

En fait, du point de vue morphologique ou fonctionnel, ni l'un ni l'autre des groupes de Cassides n'est une « adaptation ». Les dispositions ou les fonctionnements qui les caractérisent sont absolument quelconques relativement à

leur genre de vie ; celui-ci ne comporte aucune circonstance spéciale à laquelle on puisse rattacher la fourche, le mode de mue ou le prolapsus rectal. Nous perdons notre temps à trouver perfectionnement ou avantage là où il y a tout simplement une disposition et un fonctionnement dont on peut dire, uniquement, qu'ils ne sont pas incompatibles avec l'existence.

L'adaptation n'existe que du point de vue physiologique. Les Cassides éclosent, se nourrissent, grandissent et se reproduisent ; les conditions dans lesquelles elles se trouvent permettent ainsi la continuation régulière de la vie : les Cassides sont donc adaptées, et elles le sont indépendamment de leur conformation anatomique, de la façon dont s'accomplit la mue ou fonctionnent leurs organes. Quant à l'origine de ces dispositions et de ces fonctionnements qui nous paraissent singuliers, nous l'ignorons complètement. Nous avons, cependant, toutes raisons de penser que l'apparition d'une fourche résulte de la modification des épines latérales des segments terminaux, modification tout à fait quelconque par rapport au comportement habituel de l'Insecte, mais qui a eu pour conséquence immédiate de retenir les exuvies successives. Que le prolapsus rectal ait accompagné ou suivi cette modification des trois derniers segments du corps, ceci n'offre aucun intérêt. Il nous intéresse seulement de savoir que cette modification ne porte aucun obstacle aux possibilités de vivre des Cassides, qui sont demeurées adaptées, c'est-à-dire capables de continuer leurs échanges avec l'extérieur. Elles n'ont pas mieux vécu après qu'elles ne vivaient avant, et rien ne prouve que la présence constante d'un paquet stercoral ne soit plutôt une gêne.

Ainsi, à tous les points de vue, les Cassides nous offrent un très remarquable exemple de comportement où l'instinct, stimulus interne et mystérieux, se réduit à une conformation anatomique et à un mode de fonctionnement ; où la conformation anatomique ne correspond à aucune nécessité de la manière de vivre, où le comportement se ramène, dans son ensemble, à l'interaction de l'organisme avec son milieu, sans qu'intervienne aucun processus sélectif, sauf au moment où la vie deviendrait absolument impossible et où la sélection ne serait plus que la suppression du pire.

P. de BEAUCHAMP
Chargé de cours à la Faculté des Sciences
de Dijon
Directeur de l'Office Central de Faunistique

et R. LAMI
Licencié ès sciences

LA BIONOMIE INTERCOTIDALE

DE L'ILE DE BRÉHAT

Avec les planches IV à VII

AVANT-PROPOS

L'un de nous a publié en 1914 une monographie bionomique détaillée de la zone des marées dans la région de Roscoff ; en l'utilisant comme point de départ, il est maintenant intéressant de prendre tout le long de nos côtes de l'Ouest un certain nombre de bases d'étude, qui permettront de vérifier la généralité des faits décrits et des classifications posées, et de suivre les variations graduelles de la faune et de la flore quand on s'éloigne du point employé comme type. Une semblable exploration, qui demandera d'ailleurs de nombreuses années et maints collaborateurs, est un des principaux domaines qui s'offrent à l'activité de l'Office Central de Faunistique récemment créé par la Fédération française des Sociétés de Sciences naturelles et doté par l'Académie des Sciences pour entreprendre l'étude méthodique des animaux de notre pays et de leur répartition. La monographie très sommaire de l'île de Bréhat que nous publions aujourd'hui peut être regardée comme une première tentative en ce sens, imparfaite par suite de diverses circonstances extérieures, un peu aussi par la nature même des choses.

Attirés en effet vers Bréhat, où l'un de nous avait commencé, il y a plusieurs années, des recherches algologiques, par sa position spéciale et une certaine notoriété qu'elle a gardée du séjour de QUATREFAGES, nous n'avons point tardé à reconnaître qu'elle n'était point un excellent endroit pour une semblable étude. Chorologiquement d'abord, elle est trop rapprochée de Roscoff pour qu'on ait chance d'y trouver une faune différente

dans son ensemble comme en fourniraient des points beaucoup plus septentrionaux ou méridionaux, ou bien des conditions de vie particulière comme sur des côtes d'une autre nature géologique. Ensuite, si un domaine insulaire a l'avantage d'être délimité par sa nature même, celui-ci, infiniment découpé, est déjà trop grand pour pouvoir être fouillé en totalité à moins d'y consacrer de nombreuses années et d'avoir une petite embarcation à moteur à son entière disposition ; une étude de ce genre mériterait d'ailleurs de tenter un naturaliste possédant une propriété dans l'île même.

D'autre part la richesse et la variété du bios sont loin d'être en proportion de la complexité topographique ; il n'y a en réalité à chaque niveau que deux ou trois faciès qui se découpent et s'enchevêtrent à l'infini, et pour des raisons que nous verrons ceux-ci n'affectent pas une succession simple permettant une étude logique. Aussi le nombre des associations distinctes à étudier, et le chiffre total des espèces à trouver, bien que considérables par rapport à d'autres points de nos côtes, sont relativement faibles par rapport à la région de Roscoff, qui représente il est vrai, au sens que nous lui avons donné, une étendue de littoral beaucoup plus considérable ; celui qui est familier avec celle-ci y trouve peu de sujets d'étonnement. Tout cela néanmoins ne nous a pas fait renoncer à notre projet : il était déjà intéressant de constater que les principes posés à Roscoff étaient encore valables à 50 kilomètres de là, et de plus les quelques différences constatées, la présence ou l'absence de certains biotes, l'abondance relative de beaucoup d'autres, posent une série de problèmes intéressants que l'un de nous a l'intention de reprendre plus en détail au point de vue botanique. En tous cas ceci nous permettra d'être brefs et de rappeler seulement les faits acquis en d'autres points.

Nous commencerons bien entendu par un exposé géologique et géographique sommaire qui nous fixera sur les conditions offertes aux êtres vivants. Ensuite nous passerons en revue les principales associations groupées par niveau, mode et faciès (voir leur classification dans DE B. 1914 *a* et *b*) en insistant sur les particularités qu'elles offrent à Bréhat. Il ne s'agit pas là bien entendu d'un inventaire des formes animales et végétales existant dans l'île ; celles que nous citerons comme caractéris-

tiques des associations importantes ne sont qu'une faible partie de celles dont nous avons constaté la présence ⁽¹⁾. Nous observerons une grande prudence sur les caractères purement négatifs du bios, instruits par l'exemple de Jorrix qui affirme l'absence dans l'île du *Cardium edule* L., lequel y est comme partout un des Mollusques les plus communs. Enfin nous résumerons le tout en faisant méthodiquement le tour de notre domaine pour y préciser l'étendue de chaque association.

I

Description physique du domaine considéré

L'île Bréhat ⁽²⁾, plus exactement le groupe d'îlots réunis aux marées très basses dont Bréhat forme le centre et, sauf l'îlot Béniguet, la seule partie habitée, fait partie du département des Côtes-du-Nord et se trouve comprise entre 48°49'30" et 48°52' lat. N. d'une part, 5°18' et 5°24' long. W. Paris de l'autre, sensiblement au milieu de la côte bretonne de la Manche. En ce point celle-ci, qui depuis les baies de Saint-Michel en Grève et de Lannion où nous avons arrêté l'étude des environs de Roscoff file en ligne presque droite, avec de petites découpures secondaires, à l'E.-N.-E., se casse brusquement et descend au S. où commence presque aussitôt la vaste concavité de la baie de Saint-Brieuc : c'est l'aire d'effondrement des bandes tectoniques parallèles à la côte qui forment le Trégorrois, et à partir de ce point les caractères géographiques et bionomiques du littoral se modifient complètement. Mais Bréhat, un peu en retrait sur la pointe externe, appartient encore au Trégorrois et même à sa bande anticlinale la plus septentrionale, celle de Perros-Guirec, constituée principalement de granit rose pénétré de roches

(1) D'une façon générale la responsabilité des déterminations zoologiques incombe à P. de Beauchamp, celle des déterminations botaniques à R. Lami. Nous adressons ici nos remerciements à MM. Chevreux, Fauvel, Koehler, Lamy et Vayssière qui ont bien voulu nous identifier un certain nombre d'échantillons. L'étude sur place a été terminée durant l'été de 1919.

(2) Consulter : les cartes au 1/200.000 et au 1/80.000 du Service géographique de l'Armée, les cartes du Service hydrographique, dont le plan spécial à Bréhat, la carte géologique détaillée (feuille de Tréguier) par CH. Barrois et son explication (1908).

intrusives, qui forme presque toute la côte N. L'estuaire du Trieux s'est creusé précisément à la jonction de cette bande et de la bande synclinale de Paimpol qui la borde au S. et que la rivière coupe obliquement. Les alluvions vaseuses qu'il transporte ont empâté toute cette côte du sillon de Talbert à la pointe de Minard et l'archipel même de Bréhat qui en est un fragment séparé par deux passes que parcourent des courants violents : au N. l'entrée proprement dite de la rivière, au S. le Ferlas. Cette circonstance individualise le domaine que nous allons décrire.

De cette orientation découlent tous ses caractères. Le long de la côte du Trégorrois, des Sept-Iles aux Iléaux, le grand courant de flot qui balaie les rives de Bretagne file tout droit en ne laissant de sédiments qu'aux petites anses abritées par un rideau d'écueil. Il sculpte les rochers célèbres de quelques-unes de ses pointes et quand la terre lui manque, entraîne blocs et galets le long de l'ancienne moraine qui forme le sillon de Talbert, prolonge la côte et lui soude quelques récifs isolés. S'infléchissant brusquement au delà pour gagner la baie de Saint-Brieuc, et trouvant un calme relatif sur cette côte abritée des vents dominants, il y dépose une grande partie des sédiments qu'il balayait (ceux notamment de la rivière de Tréguier qui ne peuvent s'arrêter près de son embouchure), et ceux-ci joints à ceux du Trieux noient dans la vase et le sable tous les détails du littoral. A l'abri du sillon de Talbert une vaste nappe de sédiments mous, découverte à marée basse, empâte tous les îlots de la côte orientée N.-S. entre lui et le Trieux, jusqu'à Pen ar Rest à 4 kilomètres de la terre ferme. Une semblable comble plus au S. la baie de Paimpol.

Entre les deux l'archipel de Bréhat est isolé par les deux chenaux que s'est réservés le fleuve appuyé par les courants. Toute sa région W. est formée à mer basse de pointes de rochers émergeant du même manteau de sédiments, abandonné par les eaux qui tourbillonnent sur place ; il n'est séparé au phare de la Croix et à Trébeyou que par 300 mètres à vol d'oiseau des nappes attenant à la terre ferme, mais la profondeur au-dessous du zéro atteint 30 mètres dans le premier chenal, et 7 seulement dans le second. Au S. au contraire la violence, et surtout l'orientation constante, des courants ne lui a per-

mis de se déposer que dans les anses, à l'abri des pointes qui plongent à pic dans l'eau, profonde de 5 ou 6 mètres juste en dehors de la banquette que limite le zéro des cartes. Sur le flanc E. il en est de même aux pointes extrêmes, mais elles sont portées par des îlots isolés; entre eux et l'île principale s'étend un labyrinthe de rocs et d'anfractuosités où les sédiments se précipitent en se mélangeant au hasard des courants: vase molle, vase sableuse, sables plus ou moins grossiers s'entremêlent par plaques ou bandes minces. Au N. par contre, la seule partie réellement exposée aux vagues des gros temps, la vase manque tout à fait et les sables, galets et blocs qui résultent de la trituration sur place remplissent un espace assez restreint entre les pointes abruptes. Enfin sur la rive W. de l'île proprement dite, le chenal étroit du Kerpont la sépare de Béniguet et de la grande nappe sédimentaire, mais, parcouru par un courant énergique à chaque marée, n'est pavé que de blocs relativement gros. Faible exposition aux vagues, courants violents léchant des pointes abruptes, envasement de tout ce qui se trouve un peu à l'abri, ces caractères résument la géographie intercotidale de l'île Bréhat et toute la bionomie qui en dérive.

Nous pouvons à présent donner une description topographique un peu plus précise avec l'aide de la carte ci-jointe (pl. VII) qui est pour le tracé une réduction du plan au grand point du Service hydrographique de la Marine, sur laquelle nous avons porté avec l'approximation que permettent l'échelle et le mode de reproduction la répartition des sédiments telle que nous l'avons observée. La seule association bionomique qui y soit figurée est celle des Zostères. Les n^{os} marquent les points intéressants indiqués dans le texte par des chiffres gras. L'île de Bréhat *sensu stricto* est formée en réalité de deux parties séparées autrefois à marée haute par une passe, large de quelques mètres au point que franchit aujourd'hui une chaussée. L'île N. est grossièrement triangulaire, avec un rétrécissement au milieu; elle mesure environ 2 kilomètres sur un de ses grands côtés, de la chaussée au phare du Paon, un peu plus sur l'autre, de celui-ci à l'amer Rosedo. L'île S. est un peu plus grande, à peu près quadrangulaire, mesurant 1 km. 800 du N. au S., 1 km. 600 de largeur maxima. Entre elles s'étend à l'W de la

digue le port de la Corderie, très allongé et qui formerait un excellent abri si sa profondeur n'était insignifiante : tout le trafic est concentré au S. dans l'anse du Port Clos ouverte face à la pointe de l'Arcouest.

La structure est celle qui est bien connue pour toutes les côtes et ilots de la péninsule armoricaine, et qui a été rappelée dans DE B. 1914 *b* : ossature de granit, aux pointes désagrégées puis arrondies par la mer d'une part, les agents atmosphériques de l'autre. Il appartient uniquement d'après la Carte géologique au granit de Perros, mais se présente sous deux variétés, l'une grise l'autre rose, cette dernière prédominant aux pointes S. et N. (Port Clos, falaises du Pâon, du Chandelier, etc.) où elle forme les célèbres rochers rouges qui ont fait la notoriété pittoresque de l'île. Les deux ne diffèrent guère d'ailleurs dans leurs formes d'érosion. La tendance à la décomposition par deux séries de plans perpendiculaires ou inclinés l'un sur l'autre en blocs parallélépipédiques est extrêmement marquée en certains points et donne au paysage une régularité cubiste. Entre ses apophyses et par dessus ses grandes ondulations s'est étendue une nappe de limon ancien dont le rôle est si important dans la structure des côtes bretonnes. Non seulement il couvre toute l'île S., comme l'indique la Carte géologique, mais de même qu'aux environs de Roscoff il affleure sous les sédiments marins en divers points de la grève reconnaissable à sa compacité, à sa teinte jaunâtre et à sa structure feuilletée ; il y détermine des conditions spéciales pour les organismes, notamment entre Beniguet et Grouezen (12), et entre Lavrec et Raguenez-meur où il forme des terrasses autour d'un chenal d'écoulement (2). Au contraire le limon paraît peu abondant sur l'île N., où la culture est de ce fait beaucoup moins développée ; pourtant celle-ci présente à quelques décimètres de la surface du sol une couche imperméable qui retient l'eau des pluies et la fait affleurer, dès que cette surface se déprime, en marécages naturels ou artificiels ; tels sont ceux du Rosedo où l'un de nous a décrit récemment le Rhadocœle *Catenula Sekerai* (DE B. 1920). Dans l'île S. le plan d'eau, qu'atteignent les puits, est beaucoup plus bas et son niveau semble correspondre à peu près l'été au niveau moyen de la mer.

Un autre trait important de la structure des rivages, ce sont

les filons verticaux de la diabase ophitique de Pleubian qui traversent le granit surtout au N., mais aussi parmi les îlots de l'E. jusqu'à Logodec inclus. Orientés en général N.-W.-S.-E. comme l'indique très schématiquement la carte géologique, ils sont en réalité très nombreux, de faible largeur (2 ou 3 mètres souvent), mais droits et d'une épaisseur très régulière. Partout où ils se sont trouvés exposés, l'érosion et les intempéries les ont détruits, beaucoup plus rapidement que le granit, de sorte qu'il en est résulté des couloirs réguliers pénétrant à une certaine profondeur dans le rivage, à parois verticales équidistantes de granit rose qui contrastent vivement avec le fond noir arrondi et poli par places par le frottement des blocs détachés qu'on y retrouve. Parfois des couloirs de ce genre se branchent à angle droit l'un sur l'autre (amer Rosedo pl. IV, 1) indice de deux filons injectés dans des diaclases perpendiculaires du granit. Ces petites criques offriraient des conditions très favorables à la faune et à la flore si elles n'étaient en général situées à des niveaux assez élevés. On rencontre parfois aussi des couloirs creusés à même le granit compact, mais au lieu de parois parallèles ils montrent des séries d'étranglements successifs témoignant qu'ils sont formés de cuvettes juxtaposées, creusées comme des marmites glaciaires par des galets tourbillonnant sur place.

Tous ces caractères s'observent le plus facilement sur la côte N., dépourvue comme nous l'avons dit de sédiments très fins et dont l'aspect rappelle beaucoup les côtes semblablement orientées de l'île de Bas et de l'île de Sicc : pointes élevées descendant graduellement dans la mer en s'effritant ; champs de gros blocs qui les prolongent ou les relient, à peu près dépourvus d'Algues sauf dans le fond des anses où ils sont reliés par du sable plus ou moins grossier. Le fond de celles-ci est barré par une digue de galets arrondis, souvent de grande taille, haute de plusieurs mètres ; elle peut retenir en arrière les eaux de pluie mêlées aux embruns des grosses lames et former des marais comme celui qui se trouve au milieu de la côte, d'ailleurs à sec pendant l'été. Des parois verticales plongeant presque à pic dans l'eau même à marée basse paraissent plus fréquentes que dans la région de Roscoff : on les observe surtout aux deux extrémités de la côte N., en écueils isolés ou en falaises

creusées de couloirs par le procédé que nous avons indiqué.

En redescendant vers l'E., on aperçoit au large les îlots granitiques peu élevés mais très découpés de Pistissée et Scoeden ; la côte reste droite et abrupte un moment, mais à partir de la pyramide Ar Morbie reliée à la terre par un nouvel épi de galets, elle prend un caractère tout différent, défendue par une série d'îlots assez grands portant végétation phanérogamique (Ar Morbie, Raguenez-meur et plus en dedans Lavrec et Séhères, Logodec) et par une poussière de rochers de toute taille qui les sépare. Là, comme nous l'avons dit, se dépose abondamment le sédiment meuble et s'observent en apparence sans ordre toutes les transitions du cailloutis formé sur place à la vase molle où l'on enfonce à mi-jambe. Un examen plus attentif permet de découvrir la loi de leur répartition.

En partant de la terre ferme, on trouve d'abord une bordure de vase molle, qui suit le limon, le sable ou les petits galets de la plage exceptionnellement couverte, et qui forme à Bréhat une ceinture presque complète, la rive N. exceptée, particularité fort désagréable pour le faunisticien ou le simple amateur de pêche. Ensuite un grand chenal s'allonge parallèlement à la côte, qu'il sépare des îlots déjà cités. Les eaux s'écoulent quand la mer baisse d'une part vers le S., de l'autre vers le N., la ligne de partage se trouvant à l'angle N. de la pointe W. de Lavrec. Son fond, lavé par le courant, est formé de sable consistant ; plus creux dans sa partie N., il y forme comme nous le verrons une série de cuvettes à Cystosires (4, 5, 6, pl. VII, les flèches indiquent la direction du courant au jusant), puis l'immense herbier s'étendant entre Lavrec, Roch' Louet, Raguenez-meur et le plateau déchiqueté des Roho qui grâce à lui n'est accessible qu'aux marées exceptionnelles et qu'une branche latérale isole de l'île précédente. Au S. le chenal ne s'approfondit qu'entre Logodec et la pointe du Guersido pour former le mouillage de la Chambre, mais envoie au N. de cette île, de part et d'autre de Quistillie, deux branches comme lui à fond ferme et implantées d'herbier à leur extrémité. En dehors de son milieu la vase se dépose sur les bords des îlots comme de l'île principale, à l'abri de chaque roche isolée, au centre de chaque petit groupe d'écueils qui crée un calme relatif, parfois en plaques de quelques mètres carrés au milieu du

sable. Tous les intermédiaires comme mélange existent bien entendu, et le tout n'a qu'une fixité très relative.

En certains points la vase forme de véritables banes ou dômes s'élevant au-dessus des autres sédiments, et donnant implantation comme nous le verrons à une végétation spéciale qui la consolide. Il arrive qu'ils soient l'indice d'un mamelon de limon ancien ou de gravier recouvert de quelques centimètres de vase, mais souvent aussi ils sont formés par l'accumulation de la vase seule au milieu des remous. Les blocs et arènes résultant de la désagrégation sur place s'entremêlent bien entendu à elle et au sable proprement dit. Une caractéristique des zones supérieures à Bréhat et sur les îlots, ce sont de vastes étendues couvertes d'éclats de granits provenant des rochers taillés pour la construction des maisons et que leurs arêtes vives distinguent des produits de l'abrasion marine. Ils sont naturellement à peu près azoïques. Au bord externe des îlots extrêmes, des falaises plus ou moins découpées plongent à pic dans la mer et les herbiers qui les séparent s'approfondissent brusquement. La ligne du O des cartes marines, limite purement artificielle en général, coïncide à Bréhat avec une brusque augmentation de pente due à l'abrasion effectuée par les courants.

Cette disposition prédomine sur la côte S., sans îlots détachés, et à part la vase habituelle au fond du Port Clos du sable assez gros s'amasse seul dans les petites anses jusqu'à Beg ar Raz à l'entrée du Kerpont. Au N. de ce point les deux baies de Nodgoven et du Moulin laissent à nouveau déposer la vase molle. La dernière, assez profonde, a été fermée par une digue et transformée en étang alimentant un moulin à marée aujourd'hui hors d'usage : depuis un an ou deux ses vannes ne sont plus fermées et l'étang se vide à chaque jusant, ce qui a fait périliciter la florule intéressante d'Algues implantées sur les murs du canal. Par contre des *Fucus* se sont établis depuis lors sur la rive intérieure de l'étang. Mais en s'écoulant les eaux ont tracé là aussi un chenal à fond résistant où s'entretient une végétation de *Zostères*, *Cystosira*, *Halopitys*, etc. à un niveau qu'elle n'atteindrait pas sans cela (17, au-dessus du numéro). Le Kerpont, que balaie un courant très rapide, est pavé de blocs relativement volumineux avec sable grossier sur les bords ; le point où l'on peut le traverser à toutes les marées moyennes (14) est

constitué par une trainée plus haute, artificiellement régularisée, de ces blocs. Le flot ayant dans le S. de l'île un retard marqué par rapport au N. (18 minutes en vive eau entre les heures des Héaux et celles du Port Clos d'après l'*Annuaire*), la partie N. du chenal se remplit la première et il existe une dénivellation qui peut atteindre plusieurs mètres au moment où l'eau se précipite en cataracte par dessus la chaussée ; puis sur le Kerpont entier s'étendent les trainées tourbillonnantes des courants.

Chose remarquable, l'anse de la Corderie, malgré sa profondeur et son niveau élevé, ne renferme presque pas de vase pure, son fond étant surtout constitué de sable fin. Sans doute participe-t-elle déjà au régime de la côte N. qu'on peut faire commencer en ce point. Du reste son ensablement augmente progressivement et une ligne tirée de Mucello Richard à Min ar Fave, qui passe au-dessous du O sur la carte marine, affleure en réalité aujourd'hui par des marées non exceptionnelles (1 m.).

La rive W. du Kerpont formée par les îlots Beniguet et Grouézen est tout à fait semblable à l'autre, mais entre ceux-ci un calme relatif a permis le dépôt de couches épaisses de vase en dômes ou en banquettes arrondies encadrant un chenal sinueux, avec plus de netteté que partout ailleurs. Au N. les sédiments vaseux disparaissent à peu près, jusqu'aux pointes exposées de Men ar Gal, et des trainées surélevées de sable grossier très coquillier s'y font remarquer par places. Enfin, à l'W. de cette rangée d'îlots, émerge à mer basse une immense nappe triangulaire qui va rejoindre l'île Verte, les Trois Îles, le Phare de la Croix et la Roche Melen qui forme la pointe du coin enfoncé entre les deux chenaux. Cette région est presque aussi étendue à elle seule que tout le reste de la zone intercotidale autour de Bréhat. C'est un labyrinthe dans lequel les courants tourbillonnent à chaque marée de façon différente et que nous avons dû renoncer à explorer un peu complètement. En effet, outre l'impossibilité d'y accéder autrement qu'en bateau et avec des circuits fort compliqués, une étude bionomique devrait être précédée d'un levé topographique détaillé, car la carte marine en donne une idée détestable : on croirait à la voir qu'il ne s'y trouve que quelques pointes de roche émergeant de la surface sablo-vaseuse recouverte d'herbier. Mais en réalité l'aspect donné par

elle est bien plutôt celui qu'on observe à mi-marée quand l'extrémité des rochers seule émerge, le seul intéressant d'ailleurs pour la navigation. Ces rochers sont beaucoup plus étendus qu'il n'est figuré et, en tenant compte de leurs soubassements, des affleurements non marqués et des champs de blocs qui les entourent, couvrent à peu près la même étendue que les sédiments meubles. Ceux-ci s'enchevêtrent d'après des règles analogues à celles que nous avons posées dans l'E. Nous représentons donc cette région de façon tout arbitraire sur la carte ci-jointe qui reproduit faute de mieux les inexactitudes de la carte marine, et n'y reviendrons que pour les observations bionomiques que nous avons pu faire en des points très localisés.

Au point de vue hypsométrique, pour la comparaison des données que nous allons fournir avec celles relatives à Roscoff, il ne faut pas oublier que l'amplitude des marées, qui croît de Brest à Granville, est plus grande à Bréhat, et corrélativement le zéro des cartes marines différemment placé. La liste que contient l'*Annuaire des Marées* n'indique malheureusement pas sa hauteur par rapport au 0 du nivellement Bourdaloue pour le point qui nous occupe, mais à Saint Malo il est à 5 m. 61 au-dessous de celui-ci, et à Roscoff à 2 m. 68 seulement. L'amplitude maxima d'une marée, fixant les limites extrêmes de la zone intercotidale, a été fixée par Pruvot à 9 m. 70 pour Roscoff et à 11 m. 82 pour Bréhat. Cet auteur a en effet inclus dans son travail de 1897 pour Bréhat comme pour une série d'autres points de la côte normanno-bretonne le calcul des hauteurs d'eau maximum et minimum et les niveaux, relevés par lui, qu'atteignent les principales associations. Mais faute de renseignements détaillés ces indications n'ont pas grand intérêt pour nous. Le maximum des Chthamales et le maximum des Fucus, tous deux plus bas que ceux de Roscoff malgré la dilatation plus grande de la zone, nous indiquent déjà qu'il n'y a pas à Bréhat de points ni si abrités ni si exposés que dans l'autre région; le niveau des Zostères, notablement plus bas, paraît erroné comme nous le dirons. Quant aux Laminaires elles suivent régulièrement là comme ailleurs la courbe des intensités de marée et dépassent un peu la moyenne des basses mers de vive eau.

Nous donnons en parallèles les moyennes des hauteurs en syzygie et en quadrature à Roscoff et à Bréhat, telles qu'elles sont

portées sur les cartes marines respectives et au voisinage desquelles il convient de placer les limites, très arbitraires, des zones distinguées par de B. en 1914 :

	Roscoff	Bréhat	
Pleine mer vive eau . . .	8 m. 7	10 m. 4	} Zone I
Pleine mer morte eau . . .	6 m. 7	8 m.	
Basse mer morte eau . . .	3 m.	3 m. 6	} Zone II
Basse mer vive eau . . .	1 m.	1 m. 2	
.			} Zone III
.			
.			} Zone IV
.			

Du reste, il nous a été impossible de faire des mesures hypsométriques de quelque précision, la méthode de PRUVOT étant plus sujette à caution qu'ailleurs vu les différences considérables de hauteurs de marée entre deux points voisins, que traduit la violence des courants. Les appréciations données plus loin sont déduites d'observations de maximum ou de minimum d'une marée, pour lesquelles les chances d'erreur sont moindres.

II

LES DIFFÉRENTES ASSOCIATIONS

1° Les faciès rocheux

Classant comme d'habitude les associations par faciès, nous considérerons le faciès rocheux aux différents niveaux, avec tous ses sous-faciès. Nous tiendrons compte aussi du mode abrité ou plus ou moins exposé, les modes saumâtres n'existant pas à Bréhat où l'eau douce ne forme dans la zone des marées que des suintements insignifiants. Sur la roche compacte, comme nous le savons, la zone II est occupée normalement par les diverses associations des Fucacées, des *Pelvetia canaliculata* (L.) aux *Fucus serratus* L. qui ont un développement réciproque très variable suivant les points et remontent par exception au début de la zone I occupée simplement par un vernis plus ou moins continu de *Ferrucaria maura* Wahl. Dans les endroits exposés elles se raréfient peu à peu et sont remplacées

par les Chthamales qui en même temps empiètent sur cette dernière et finissent par l'occuper tout entière ; la zone III renferme surtout des *F. serratus* entremêlés de diverses Floridées et Phéophycées, et bordés souvent dans le bas d'*Himanthalia lorea* (L.).

Cette répartition générale se retrouve à Bréhat sans particularité notable, mais les différents types s'y enchevêtrent et l'on trouve rarement une surface de quelque étendue appartenant en propre à l'un des modes. Le mode très abrité, où les Fucacées forment un manteau dense empiétant sur la zone I, est exceptionnel : fonds des ports, où toute la partie inférieure manque, quelques points de la côte E. vers son milieu, abrités par la série des îlots. C'est pour cela que PRUVOT trouve les *Fucus* remontant un peu moins haut relativement à l'amplitude des marées, à Bréhat qu'à Roscoff, ce que nous pouvons confirmer d'une façon générale ; il donne 8 m. 3 au-dessus du 0 comme maximum des *Fucus* à Bréhat, et nous avons observé sur la côte E. de l'île N. à la hauteur du Moulin des touffes de *F. platycarpus* var. *limitanea* qui se trouvaient à 8 m. 4 sur le roc découvert (davantage dans les anfractuosités) d'après une observation faite au maximum d'une marée de morte eau qui donne plus de certitude que les calculs basés sur le temps de descente ou de remontée. Au même point les *Pelvetia* formaient au-dessus une zone d'au moins 50 centimètres de large. Le plus souvent dans le labyrinthe rocheux de la côte E., on observe d'un rocher à l'autre et sur les différentes faces du même tous les passages entre le revêtement complet de *Pelvetia*, *F. platycarpus*, *Ascophyllum*, *F. vesiculosus*, et les touffes isolées, les petites bandes localisées dans une dépression, avec des Chthamales jamais abondants dans l'intervalle et des plaques de *Lichina pygmaea* (Lightf.) un peu partout. Il est difficile aussi de suivre avec netteté la disparition des diverses zones à mesure qu'on approche de points plus battus, bien que l'entrée du chenal de la Chambre montre assez bien ce phénomène sur le flanc W. de Logodec ; dans l'autre sens également vers le milieu du chenal de Lavrec la partie moyenne des *Fucus* s'efface peu à peu, une petite bande de *Pelvetia* avec quelques *F. platycarpus* Thur. subsistant en haut.

La disparition presque totale des Fucacées dans la zone II,

avec revêtement continu de *F. serratus* persistant dans la zone III, phénomène si caractéristique des points moyennement exposés à Roscoff, ne s'observe guère avec netteté qu'à l'W. de l'entrée du Port Clos, à l'extrémité de la pointe qui porte la batterie, et à l'autre bout du Kerpont, au N. de l'entrée de la Corderie. Sur les pointes voisines du Guersido et en beaucoup d'autres points analogues, on trouve les *Fucus, vesiculosus* aussi bien que *serratus* à l'état plutôt dissocié, en petites touffes rigides et dressées ; dans l'intervalle de vastes surfaces sont couvertes (août-septembre) par de jeunes pousses dressées aussi, qui ne paraissent pas destinées à reformer un revêtement plus dense (pl. V, phot. 3). L'ensablement assez marqué en ces points contribue aussi à cette évolution spéciale. En somme, nous n'avons pas ici les conditions exceptionnellement favorables qu'offre à l'étude bionomique le chenal de Roscoff, très abrité en son milieu et passant insensiblement aux points déjà fort exposés comme Bloscon ; l'enchevêtrement des rochers en certains points, en d'autres l'absence de transition entre la base des pointes et leur extrémité léchée par un courant violent (qui ne produit pas exactement les mêmes effets que la vague), détruisent la succession régulière des phénomènes.

La partie inférieure de la zone III est marquée à Roscoff même, comme on le sait, par une bordure bien développée d'*Himanthalia lorea* (L.). L'on a fait remarquer ailleurs que cette bordure manque, sans raison apparente, sur presque toute la côte comprise entre Terrénès et Locquirec et qu'elle est loin d'être constante sur le littoral breton. De même LAPICQUE a fait récemment observer qu'elle faisait défaut sur celui des Côtes-du-Nord par opposition à celui du Finistère. La chose est exacte pour Bréhat : non que la plante n'y existe pas, elle est comme nous le verrons assez fréquente dans les cuvettes de la rive N. surtout (pl. VI, phot. 9), mais nulle part on ne la rencontre développée en bordure et se laissant exonder à toutes les grandes marées. Nous avons aperçu quelques thalles jeunes à sec, dans le N. également, à un niveau très bas, mais ils paraissent ne jamais former dans ces conditions leurs lanières fertiles. La cause de ces caprices de répartition ne peut même pas être soupçonnée actuellement et mériterait une étude attentive tout le long de la Manche et de l'Océan. Nous ne savons à quoi

se rapporte l'indication de Pruvot qui indique *Himanthalia* comme remontant à 2 m. 3 du zéro à Bréhat; s'il s'agit comme il est probable des plantes en cuvette, ces données ne sont en rien comparables à celles de Roscoff portant sur des plantes exondables.

Comme il est habituel en pareil cas, l'*Himanthalia* est souvent suppléée par *Bifurcaria tuberculata* (L.) qui devient très abondante au niveau qu'elle devrait occuper (pointes un peu saillantes des îlots E.). Quand, ce qui est fréquent, les rochers s'enfoncent plus ou moins dans le sable ou le gravier à ce niveau, on observe aussi un grand développement de *Chorda filum* (L.) qui flotte dans l'eau et simule de loin la bordure d'*Himanthalia* un peu réduite; LAPICQUE l'a également noté. Fait curieux, on peut compter parmi ces espèces vicariantes les *Cystosires* elles-mêmes, *C. ericoides* (L.), *C. granulata* (L.) qui au moins dans l'anse comprise entre Quistillie et Logodec (9) garnissent régulièrement les parois rocheuses compactes et se laissent découvrir par une marée de 1 m. 20; chose tout à fait exceptionnelle pour ces formes de cuvettes par excellence. Les *Floridées* aussi, prennent part au revêtement de la zone III; *Rhodymenia palmata* (L.) est toujours assez abondante parmi les *Fucus* du bas, mais sous forme d'individus petits et extrêmement laciniés, verdâtres pendant l'été, les grands individus larges comme ceux qui se trouvent à Roscoff dès le milieu du chenal n'apparaissent qu'au N. sur les pointes très exposées et les écueils. *Chondrus crispus* (L.) qui ne manque nulle part arrive en certains points (Kerpont entre Min Granouille et la Corderie) à couvrir tout le rocher de ses petites touffes frisées, remplaçant également là le bas des *Fucacées*.

Tel est l'aspect de la végétation dans les points abrités et médiocrement exposés; il est inutile d'insister sur la faunule qui lui est associée et qui se compose principalement des *Gastéropodes* banals; elle ne présente rien qui s'écarte de ce que nous connaissons, sauf peut-être l'abondance des *Patelles* de grande taille et de forme haute même sur ces rochers abrités. Il faut aller loin pour trouver les biotes caractéristiques des points battus. Sur la côte E., les *Chthamales* prolifèrent rapidement au point de donner à ses rochers extérieurs, vus de la côte, une teinte blanchâtre qui les différencie nettement des plus

internes. Leur abondance est liée d'ailleurs à la nature du substratum : l'Horloge, qui est une inclusion disciforme de diorite apparaissant dans une falaise à pic au flanc E. d'Ar-Morbic, en porte à peine quelques-uns tandis que le granit qui l'inclut en est couvert. Les galets de l'épi qui relie la pyramide Ar-Morbic à la terre en portent aussi en grande quantité, fait qui ne s'observe (DE B., 1914 *b*, p. 192) qu'aux points où le courant est assez violent pour créer sur ceux-ci un ressac favorable sans qu'il y ait de vagues pour les déplacer.

Par contre, l'apparition des *Nemalion* n'a lieu que sur les pointes extrêmes de Quistillie, Raguenez-meur, Ar-Morbic, sous forme de nombreux filaments assez courts et peu ramifiés, espacés sur la roche à peu près nue, sauf les Patelles et quelques touffes de Fucacées. Aux mêmes points il faut y regarder d'assez près pour trouver des *Balanus* réfugiés comme il est fréquent dans les fentes et sous les surplombs. Dans le nord il est vrai leur développement devient notable en même temps que celui des Chthamales, mais là encore il faut s'avancer jusqu'aux pointes surplombant réellement l'eau même à mer basse pour trouver les uns et les autres bien développés. Toutes les parties un peu en retrait (comme cela s'observe à un moindre degré dans le N. de l'île de Bas) sont protégées par là même et les pointements compacts, *a fortiori* les blocs détachés, ne témoignent de l'action des vagues que par la raréfaction des Fucacées. Mais ces Balanes, médiocrement favorisées à Bréhat par le ressac, le sont au contraire beaucoup par les courants qui ont sur elles la même action. Aussi leur lieu d'élection dans l'île est-il le Kerpont, où elles tapissent non seulement les roches bordantes, mais encore et surtout tous les blocs immergés dans le chenal, en rendant le déplacement fort pénible aux mains délicates. A ce point de vue comme pour le reste de leur faune ils rappellent beaucoup ceux qui couvrent le grand plateau de Duon. Même dans les ruisseaux formant déversoir d'herbier le courant est suffisant pour les faire apparaître en quantité fort notable.

Quand aux Moules, JOUBIN en a déjà noté la rareté à Bréhat ; on en trouve à l'état de petits individus isolés un peu partout sur les côtes N. et E., éventuellement même W., mais il faut aller aux récifs plus éloignés comme Pistissec et Scoeden pour

les rencontrer en quantité notable, encore n'y forment-elles pas de véritables moulières. Sur ces îlots la roche est presque à nu, à part les Cirrhipèdes, au-dessus des Laminaires.

Les formes d'eau plus ou moins agitée suppléant les Fucacées sont donc relativement rares à Bréhat, quand on n'y compte pas les *Lichina pygmaea* (Lightf.) et les *Rivularia bulbosa* (Poir.) abondantes dans les zones supérieures, surtout les dernières qui sont comme on l'a fait remarquer ailleurs les hôtes de points pas très abrités et se multiplient au voisinage des herbiers. La nudité plus grande des roches caractérise presque seule les points exposés. Un fait remarquable est notamment l'absence du gazon particulier d'Algues, formé surtout par *Gigartina acicularis* (Wulf.) et bordé au-dessus de *Laurencia pinnatifida* (Gmel.) qui est si caractéristique aux environs de Roscoff, dans la zone III, et couvre souvent de grandes surfaces de rocher pourvu qu'elles soient un peu abritées de la dessiccation par un surplomb ou un bloc voisin. En un seul point, au flanc S. de l'Île Verte, nous l'avons trouvé typiquement développé. Ceci se rapporte aux observations faites en août-septembre, les plus comparables à nos données de l'autre saison. Mais durant l'hiver on voit au contraire sur ces parties qui n'ont pas de Fucacées, un revêtement épais de Floridées, en particulier de longues *L. pinnatifida* d'un beau pourpre foncé, qui ont totalement disparu l'été; sans doute est-ce ce revêtement hivernal qui subsiste à Roscoff localisé et avec une disposition particulière dont il ne semble pas y avoir trace ici. De même pour l'autre type d'encroûtement à *Rhodocorton floridulum* (Dillw.); celui-ci ne manque pas à Bréhat, il s'observe même en beaucoup de points, mais toujours sur de petites surfaces et étroitement localisé, surtout au voisinage des plages sableuses (S. de l'entrée de la Corderie).

Quant aux Hermelles, *Sabellaria alveolata* (L.) et ses blocs caractéristiques paraissent totalement absents (comme du reste aux environs immédiats de Roscoff); *S. spinulosa* (Link.) apparaît par-ci par-là avec ses tubes isolés (N. du Chandelier, etc.) et tente timidement à Min ar Fave de former un petit revêtement mêlé de Lithothamniées et pénétré par quelques commensaux (*Polydora ciliata* Johnst., *Syllis gracilis* Grube [Polych.], Pranizes). Sur les falaises saillantes, un mince vernis de *Litho-*

thamnium avec flocons d'Algues, *Codium tomentosum* (Huds.), *Dictyota dichotoma* (Huds.) et quelques Floridées : *Ceramium* divers, *Corallina officinalis* L., *Griffithsia setacea* (Ell.), *Lomentaria articulata* (Huds.), *Wrangelia multifida* Huds., *Monospora pedicellata* (Engl. bot.), *Delesseria alata* (Huds.), *D. ruscifolia* (Turn.), couvre seul la roche dans le bas de la zone III mêlé à quelques petites plaques de *Botryllus violaceus* M.-Edw. et à des tubes de Serpuliens. Sur les parois absolument verticales (Ar Morbie, Roch Louet), presque tout disparaît jusqu'aux Laminaires.

Un mot de celles-ci avant de décrire des groupements plus spéciaux. Il sera bref car, on le sait cette sous-formation présente des caractères tout à fait homogènes le long des côtes de France. Leur développement dans la zone accessible à pied autour de l'île est assez médiocre, grâce aux abrupts par lesquels s'arrête partout le rocher. Des marées exceptionnelles dont nous n'avons pas joui auraient été nécessaires pour les étudier dans toute leur extension. De beaux champs s'observent au N. de Men ar Gal (Velven), au Chandelier, aux îlots de Pistissec et Scoeden, etc., formés par les espèces habituelles : *Laminaria flexicaulis* Le Jol. qui apparaît la première partout, en petits individus accrochés à la roche et empiétant d'ailleurs sur la zone supérieure, *L. saccharina* L. dans les pierrailles et cuvettes d'herbier, au-dessous les deux, plus développées et mêlées aux grandes *Saccorhiza bulbosa* (Huds.) ainsi qu'aux *Desmarestia* et *Halidrys*. Nous n'avons pas rencontré d'individus bien typiques de *L. Cloustoni* Le Jol. et l'*Alaria esculenta* (Lyngb.) n'a été trouvée qu'en épaves.

Mais certaines parois rocheuses des zones III et IV montrent à Bréhat des associations beaucoup plus intéressantes, comme s'écartant davantage de ce qui nous est connu ailleurs. Deux Algues Siphonées spécialement s'y font remarquer, *Codium bursa* (L.) et *C. adhaerens* (Cabr.), qui paraissent rares dans la Manche, où ils sont pourtant signalés de Saint-Vast à la rade de Brest : on trouvera la liste des stations et des auteurs dans CHALON. Le premier est par contre commun dans la Méditerranée, où le second, répandu sur la côte basque, au Maroc et aux Canaries, pénètre aussi s'il est synonyme de *C. difforme* Kütz. comme le veut DE TONI. Il forme comme on sait des vési-

eules arrondies, atteignant la taille d'une pomme, à paroi épaisse et relativement consistante, d'un beau vert foncé légèrement bleuâtre. Quand elles grandissent davantage ces vésicules s'aplatissent et on ne peut mieux les comparer qu'à un bérêt de laine dont elles ont la forme (en remplaçant l'ouverture par une base adhérente), l'épaisseur et la taille. *C. adhaerens* a la même couleur et une épaisseur un peu moindre, mais au lieu de former des vésicules donne des croûtes mamelonnées et plissées qui peuvent recouvrir plusieurs décimètres carrés et se décoller sous forme de bourrelets ou de crêtes. L'un et l'autre sont abondants à Bréhat en certaines stations nettement définies ; *C. bursa* d'abord peut se trouver sur les blocs isolés dans les cuvettes d'herbiers et surtout sur ceux, même petits, qui se trouvent dans les déversoirs de celles-ci et abritent toujours une faune fort riche. Il est commun de cette façon dans le déversoir inférieur de la grande cuvette du chenal de Lavrec (5-6) dont nous reparlerons, et de l'autre côté, dans ceux des grands herbiers à l'E. des roches Lavrec et Music (16, phot. 2, pl. IV) ainsi que vers l'Île Verte (19).

L'une et l'autre espèce se rencontrent aussi ensemble dans un type particulier de stations : parois verticales de granit assez avancées (jamais en dedans d'autres îlots), en général pointes limitant une anse ouverte ou rochers isolés dans celle-ci, qui est toujours occupée par un herbier. Sur de semblables surfaces les *Codium* peuvent couvrir des étendues de plusieurs mètres carrés, *C. bursa* en vésicules qui atteignent là leur taille maximum et portent à leur surface des pellicules brunes d'*Aglaosonia reptans* Kütz., *C. adhaerens*, en croûtes qui entourent les autres étroitement et les enchâssent par place, si bien qu'on se demande au premier abord s'il ne s'agit pas d'une même espèce très polymorphe. Mais le tissu de tous deux est un peu différent, et ils peuvent aussi se rencontrer isolément dans de telles stations. Cette association a été déjà bien décrite par GROUX au banc de Saint-Marc (rade de Brest). Les exemples typiques s'en trouvent au bord des petites anses comprises entre Quistillie et Raguenez-meur (7), plus au S. également à Min Allan près du Port Clos. Également au N. de Grouezen (Men ar Gal) et à l'Île Verte. Ils manquent au contraire dans le N., trop exposé et dépourvu d'herbier, et semblent se raréfier dès le grand herbier

des Roho et de Roch' Louet. En hauteur ils ne dépassent guère 1 m. 70 (sur ces parois qui découvrent sans former cuvette) et sont par conséquent limités au bas de la zone III et à la zone IV ; ils recherchent de préférence les parois exposées au N., ce qui joint à leur teinte peu actinique rend très difficile d'en obtenir une bonne photographie. Celle de la pl. V, 4 en donnera une idée.

Mais les deux *Codium* ne sont, bien entendu, pas les seuls habitants des stations de ce genre ; ils participent à une association très caractéristique. D'autres Algues en touffes isolées, *Fucus serratus* L., *Codium tomentosum* (Huds.), *Rhodymenia palmata* (L.), *Saccorhiza bulbosa* (L.), n'ont rien de spécial, *Bryopsis hypnoides* Lam. est plus intéressant. Comme animaux nous trouvons les Ascidies, surtout composées, habituelles près des herbiers : *Fragarium elegans* (Giard), *Amaroucium Nordmanni* M. Edw. et *A. densum* Giard, *Morchellium argus* (M. Edw.), *Leptoclinum asperum* M. Edw., *L. fulgidum* M. Edw., *Botryllus violaceus* M. Edw., etc. en colonies qui restent assez petites. Une autre prend un développement considérable, c'est *Diplosomoides Lacazei* (Giard) que nous avons déjà défini à Roscoff comme caractérisant les rochers en bordure d'herbier ou en cuvette parmi eux. Relativement rare dans ladite région, où il est localisé à quelques points de l'entrée des baies de Penpoull et de Morlaix, il est une des Ascidies les plus communes à Bréhat et y tapisse souvent plusieurs décimètres carrés de paroi rocheuse dans les stations que nous venons de décrire, mariant sa riche couleur rouge cerise velouté aux teintes vert sombre des *Codium*. Au même niveau il encroûte les pierres des cuvettes et déversoires à la face inférieure aussi bien qu'à la supérieure, les souches des Cystosires et des Laminaires. Il s'avance d'ailleurs plus au large et s'observe encore en petites plaques isolées au pied des falaises les plus avancées, même dans le Nord bien qu'il n'y soit pas abondant.

Nous connaissons de Roscoff l'Eponge *Tethya lynceurium* (L.) comme hantant les mêmes endroits et lui étant souvent associée, et il est naturel de la retrouver à Bréhat ; sans y être abondante, on la rencontre en effet à Min Allan, Roch' Louet, etc. Sa congénère *Echinoclathria seriata* (Bow.) qui forme des encroûtements presque de même couleur que *Diplosomoides*

est aussi à mentionner au bas des rochers plongeant dans l'eau. L'Actinie *Aiptasia Couchi* (Cocks) est d'une abondance remarquable à Bréhat non seulement dans l'association spéciale que nous décrivons et dont on peut la compter comme un membre, mais dans toutes les associations voisines où nous la retrouvons. Mentionnons enfin une Astérie, *Henricia sanguinolenta* (Müller) [*Cribrella oculata* (Penn.)] en petits individus rouges ou rose vineux qu'on trouve presque toujours sur ces parois rocheuses à demi-exposées. L'apparition à leurs points un peu excavés de quelques autres Ascidies et Eponges relie par de nombreuses transitions la faune en question à la faune des grottes. Celle-ci ne présente point à Bréhat de particularité très spéciale. Les fentes des niveaux supérieurs et points très abrités montrent les encroûtements habituels de *Catenella opuntia* (Good. et Wood.) qui dans les coins envasés se mélangent de *Bostrychia scorpioides* Ag., puis d'Eponges banales, qui parfois en sortent pour se répandre sur les parois un peu ombragées. Dès le bas de la zone II, comme d'habitude apparaissent les grottes à *Styelopsis* qui sont répandues tout autour de l'île : balises du Port Clos, où l'on trouve aussi le type à *Polycarpa* et autres Cynthiadés, et où certaines se trouvent à découvert sur une paroi exposée au N., pointes de Min Allan, etc. dans le S. de l'île. Pas très développées dans la région E., pas plus parmi les herbiers qu'aux pointes, elles atteignent un beau développement sur les falaises au N. d'Ar Morbie, où l'espèce se présente à l'état pur, en individus propres et d'un rose vif comme il est habituel là où l'eau est pure et agitée. La région du Chandelier en offre, mais assez peu, de même que l'îlot Pistissec, le seul que nous ayons visité à ce point de vue, et il est remarquable de ne pas trouver là l'équivalent des splendides grottes d'Estellen-bihan, écueil encore plus battu que ceux là. Sans doute la nature de la roche s'y prête-t-elle plus mal en ne formant que des couloirs larges et bien ouverts au lieu des fentes sinueuses des schistes. Les *Styelopsis* sous blocs surplombants sont nombreux le long du Kerpont où ils revêtent aussi la face inférieure des cailloux mobiles, favorisés par le courant puissant qui les lèche. Mais on n'en trouve un développement réellement exubérant, avec nombreuses formes associées, que dans les grands herbiers de l'W., spécialement autour de

l'Île Verte. Les grottes de ce point sont très comparables à celles qui se trouvent, en bordure d'herbier également, autour de l'Île Callot, aux entrées des baies de Morlaix et Penpoull.

La faune associée est variable suivant les points. Les plus banales, *Crisia cornuta* (L.) [Bryoz.], *Clathrina coriacea* (Mont.), *Grantia compressa* (Fabr.), se trouvent partout. Les autres Eponges, en dehors des ubiquistes *Halichondria panicea* Johnst. et *Hymeniacidon caruncula* Bow., prennent parfois un grand développement et mériteraient une étude systématique approfondie qu'il nous était impossible même d'ébaucher. *Pachymatisma Johnstoni* Bow. est abondant sur le flanc E. de Quistillie et à la pointe de Logodec bien que les Ascidies y soient rares, particularité analogue à ce qui s'observe à Saint-Jean-de-Luz sur la côte extérieure (DE B., 1907). *Spongelia fragilis* Johnst. et de grosses formes telles que *Polymastia mamillaris* (Müller), *Viblinus hispidus* (Mont.), *Raspailia ramosa* (Mont.), *Reniera simulans* Johnst. sont très abondantes dans les grottes des herbiers de l'W. et la dernière en sort souvent pour ramper sur les parois de roc surplombant les cuvettes. Nous avons déjà mentionné *Tethya lyncurium* (L.). Dans les Bryozoaires, outre les Crisies Bugules et Bicellaires, *Acyonidium hirsutum* (Flem.) est commun partout où des grottes à Styelopsis sont bien développées et atteint même une exubérance considérable sous certains surplombs (près de Min ar Fave) où ses pendeloques se comptent par centaines. Certaines colonies, amplement ramifiées, sont aussi grandes que la main. Les Ascidies autres que les Styelopsis nous offrent les caractères déjà notés dans celles des parois découvertes et que montrent aussi celles des blocs mobiles : extrême rareté (peut-être absence totale) des *Heterocarpa glomerata* (Alder) ce qui est assez remarquable en comparaison avec Roscoff; petitesse des colonies de *Morchellium*, *Fragarium*, *Amaroucium*; rareté des Botrylles jaunes et verts (*smaragdus*, *Schlosseri*), abondance du *B. violaceus*; beau développement des *Leptoclinium* (*asperum*, *fulgidum*, *gelatinosum*) et surtout de *Diplosomoides* bien qu'il ne soit pas à proprement parler une forme de grotte. Une espèce plus rare, *Aplidium punctum* Giard se trouve assez fréquemment aussi bien à Min Allan qu'à l'Île Verte.

Dans les Cœlentérés, outre quelques Hydraires sur lesquels

nous ne pouvons insister, les Actinies montrent un développement relativement faible. *Sagartia sphyrodeta* Gosse et *Tealia felina* (L.), si communes à Roscoff, sont ici très localisées : les premières, rares dans l'E., n'abondent qu'au Kerpont et autour de l'Île Verte et du Phare de la Croix ; les secondes se trouvent par ci par là. Par contre *Aiptasia Couchi* (Cocks) a, comme nous l'avons dit, une abondance considérable et les flaques que surplombent certains petits rochers en sont entièrement tapissées. Enfin il nous a été impossible de rencontrer un seul exemplaire de *Corynactis viridis* Allmann, si caractéristique des bloes et grottes de la zone IV (et même un peu au-dessus) à Roscoff. Par contre les Alcyonaires sont intéressants. La forme banale, *Alcyonium digitatum* (L.) ⁽¹⁾ se trouve un peu partout dans les grottes bien développées, mais sur le flanc S. de l'Île Verte, en bordure du petit chenal qui la sépare de la Roche Thomas (et vient complètement à sec à mer basse, contrairement aux indications de la carte marine), sont plusieurs grottes (20) où leurs gros mamelons blancs et oranges s'associent à de petits lobes rameux, roses ou rouge-carmin (avec polypes jaunes), qu'on doit rapporter d'après le Pr HICKSON à *A. glomeratum* (Hassall). Cette espèce est bien connue dans la Manche, bien que plus rare que l'autre, mais nous ne l'avons jamais trouvée à la grève à Roscoff. Les deux tapissent abondamment ces fentes, étroites et d'un accès difficile, en association avec un Madréporeaire qui paraît nouveau pour la faune française mais dont nous n'avons encore pu obtenir la détermination exacte ; il est très abondant aussi, en petites masses sessiles à calices nombreux. A la même association participaient quelques Eponges, des Ascidies (*Aplidium punctum* Giard, *Amaroucium densum* Giard entre autres), des *Alcyonidium* et la *Sagartia elegans* (Dalyell) que nous n'avons pas trouvée ailleurs dans l'île. Le niveau de cette station si intéressante n'est pas exceptionnellement bas, il correspond au bas de la zone III ; la roche plonge dans l'herbier à sa partie inférieure.

La faunule vagile associée aux Eponges et aux Ascidies encroûtantes, surtout aux *Styelopsis*, n'a pu être étudiée en détail bien que nous en ayons recueilli quelques échantillons que des spé-

(1) C'est l'espèce citée par DE B. 1914 b, comme *A. lobatum* Edw.

cialistes sont en train d'étudier. Ce qui nous a frappé est le peu d'abondance des Némertes. L'infection, constante à Roscoff, des *Styelopsis* par *Oerstedtia rustica* (Joubin), paraît beaucoup plus rare. Le bios des cuvettes nous offre les mêmes caractères généraux que celui des grôtttes ; banalité aux niveaux supérieurs, où elles sont tapissées d'Entéromorphes et de Cladophoracées, aux inférieurs quelques particularités, surtout quantitatives, par rapport à ce qu'on observe à Roscoff. Comme il fallait s'y attendre, les associations de cuvettes proprement dites à fonds rocheux compact, qui prospèrent surtout aux points battus, sont peu développées dans le S. et l'W., un peu plus aux pointes de l'E. et surtout dans le N. L'apparition d'un mince vernis de *Lithothamnium Lenormandi* (Aresch.), celle des Algues brunes caractéristiques, *Bifurcaria tuberculata* (L.) et *Cystoseira myriophylloides* Sauv. se fait comme d'habitude. Les grandes cuvettes des pointes N., d'une profondeur dépassant 1 mètre, hébergent une flore très riche de *Cystoseira*, *Haliseris*, *Codium*, *Desmarestia*, *Halidrys*, et Laminaires des espèces ordinaires, quoiqu'on n'en trouve pas d'aussi belles qu'à Duon ou Triagoz. Elles sont, comme nous l'avons dit, un refuge pour *Himanthalia lorea* (L.) qu'on ne trouve pas à sec, mais qui y est très fréquente (phot. 9). A Pistissec les cuvettes très basses ont surtout au printemps un beau développement de *Delesseria sanguinea* (L.). Par contre le développement des Algues calcaires est faible : *Lithophyllum incrustans* Phil. forme des concrétions par ci par là, une mince bordure, jamais les gros trottoirs des points très exposés. Les cuvettes très plates ne renferment que des *Anemonia sulcata* (Penn.) gazonnantes, jamais de *Paracentrotus lividus* (Lmk.).

Les cuvettes à fond de pierraille vont nous conduire à l'étude des sédiments meubles, et en particulier des herbiers dont les plus intéressantes ne sont qu'un appendice : c'est sur les plateaux retenant un peu d'eau pendant toute la marée, aux endroits où les Zostères s'éclaircissent le sédiment étant trop gros ou pour toute autre cause, qu'on observe les plus étendues et les plus riches ; mais également au-dessus de la limite de ceux-ci des Algues peuvent s'implanter sur les fonds appropriés et donner naissance à une association très féconde. Ces groupements sont très développés autour de Bréhat et d'un grand intérêt ; nous

pouvons confondre avec leur étude celle de la faune développée à la face inférieure des blocs mobiles, qui n'atteint une grande richesse qu'en de tels endroits. Nous en étudierons un premier type dans le grand chenal de Lavrec.

Au niveau de la pointe S.-W. de cette île se trouve, comme nous l'avons dit, une ligne de partage des eaux. Au S. de celle-ci, le chenal qui se déverse dans la Chambre (10) forme plutôt un ruisseau à fond sableux, à touffes de Fucacées isolées sur des cailloux, se vidant assez rapidement à chaque marée, plus vite, chose paradoxale, dans les moyennes que dans les très fortes, car dans ce dernier cas il est traversé par toute l'eau amassée entre les îlots et la terre. Son fond est tapissé de nombreuses coquilles, parmi lesquelles on trouve, fait assez curieux, outre les Lamellibranches fouisseurs, d'assez fréquents individus d'Huitres bien vivantes (1). Plus au N. au contraire s'étend un grand bassin (4) qui conserve au moins quelques centimètres d'eau et dont le fond, bien que sableux, s'entremêle de pierrailles. Sur elles s'insèrent de nombreuses Algues où prédominent : *Dictyosiphon fœniculaceus* (Huds.), *Cystoseira granulata* (L.) et *fœniculacea* (L.), *Asperococcus bullosus* Lam., *Cutleria multifida* (Engl. bot.), *Chorda filum* (L.). [Phéoph.], *Laurencia obtusa* (Huds.), *Ceramium rubrum* (Huds.), *Gracilaria compressa* (Ag.), *Chondria tenuissima* (Good. et Woodw.) [Rhodoph.]. Des *Griffithsia corallina* (Lightf.) décolorées sont aussi abondantes dans le déversoir. De nombreux Spirographes sont insérés parmi elles, et au bas de l'eau l'extrémité de leurs tubes émerge. Enfin le *Pecten maximus* (L.) n'est pas rare dans cette cuvette, bien que JOUBIN ne la signale pas à ce point de vue. Comme animaux encroûtants sur les souches et sous les cailloux, on ne trouve quère qu'*Hymeniacidon caruncula* Bow. et d'autres Eponges jaunâtres, de maigres *Botryllus violaceus* M.-Edw. avec quelques autres Synascidies banales; la faune vagile y est encore fort pauvre. Tout à fait en haut, les petits cailloux venant à sec sont encroûtés de *Rhodocorton floridulum* (Dillw.) qui les transforme en boules sableuses, comme dans le port de l'Île de Bas (DE B. 1914 b, p. 199). Cette cuvette appartient par son niveau à la zone II.

(1) Dans le ruisseau même est très développée l'hiver l'Algue *Punctaria latifolia* Grev. qui disparaît en été.

Au contraire, un peu plus au N., la cuvette semblable qui se trouve en contre-bas (5) appartient déjà à la zone III, ce qui permet à de nombreuses plaques de Zostères insérées sur les parties sableuses de s'entremêler aux Algues des cailloux. Parmi celles-ci prédominent les *Cystoseira* : *granulata*, *fœniculacea*, *ericoides*; *Codium tomentosum* (Huds.), *Laminaria saccharina* L. apparaissent déjà. Les Spirographes et les Sabelles y sont abondants et sous un rocher à base immergée s'abritent avec de nombreuses *Aiptasia* plusieurs beaux individus de *Bispira volutacornis* (Mont.), forme très caractéristique de semblables stations à Roscoff où elle est rare et qui est assez fréquente à Bréhat. Sur les bords E. de la cuvette, dans ses petites anses en partie sableuses on remarque (pl. V, 5) un beau développement de *Padina pavonia* (L.) [Phéoph.] et les Annélides fouisseuses habituelles : *Branchiommæ*, *Lanice*, etc. Par contre dans les parties peu profondes et découvertes le cailloutis et les coquilles vides s'incrustent abondamment d'Algues calcaires. De riches encroûtements d'Ascidies et d'Eponges s'observent dès ce niveau sur les souches de Cystosires et les pierres, renfermant presque toutes les espèces énumérées par DE B., 1914 b, p. 100.

Mais ils atteignent leur maximum dans le déversoir, par lequel cette cuvette se vide dans une troisième (6) qui forme le chenal central du grand herbier et où les Algues sont masquées par les feuilles de Zostères flottant au-dessus. Nous reviendrons sur la description de celui-ci, en particulier pour la végétation qui est à peu près la même que plus haut avec adjonction de *Cystoseira fibrosa* (Huds.) et de nombreuses Floridées en petites touffes. Les animaux sessiles principaux sont : *Halichondria panicea* Johnst., *Oscarella lobularis* (Schmidt), *Terpios fugax* Duch. et Mich., etc. [Spong.], *Ascidia mentula* Müller, *Cynthia morus* Forbes, *Perophora listeri* Wieger, *Clavelina lepadiformis* Sav., *Morchellium argus* (M. Edw.), *Fragarium elegans* Giard, *Amaroucium Nordmanni* M. Edw., *A. densum* Giard, *Leptoclinum gelatinosum* Giard, *L. perforatum* Giard, *L. fulgidum* M. Edw., *Botryllus violaceus* M. Edw., *Botrylloides rubrum* M. Edw., etc. [Asc.]. Dans le courant dont on vient de parler, toutes ces espèces existent à la face inférieure et sur les flancs des pierres, très encroûtées de Chthamales et dans une certaine mesure

(moins qu'on ne s'y attendait) de *Lithophyllum incrustans* Phil. Nous avons déjà cité en cet endroit *Codium bursa* (L.). Les espèces les plus abondantes sont à ce niveau comme Ascidies *Cynthia*, *Diplosomoides* et les Leptoclines, surtout *L. fulgidum* dont certaines plaques, habituellement plus roses, arrivent presque à mimer la couleur de ce dernier, comme Actinies *Anemonia sulcata* (Penn.) et surtout *Aiptasia Couchi* (Cocks). Les formes à squelette calcaire sont, comme il est habituel dans les points où le remous est violent, très nombreuses dans cet encroûtement : Serpules, Filigranes ou Salmacines, Lepralies, Diastopores et Tubulipores, ainsi que quelques Mollusques qui les accompagnent volontiers : *Anomia ephippium* (L.), *Modiola barbata* (L.), *Fissurella græca* L., *Pecten (Chlamys) varius* (L.); *Haliotis tuberculata* L. y est fréquente, mais en individus assez petits. Inutile d'insister sur la faune vagile d'une richesse correspondante en Annélidés, Crustacés, etc. (1). En somme cet ensemble de cuvettes superposées serait un excellent champ d'études pour la monographie détaillée, qui n'a encore été faite nulle part, de cet ensemble d'associations des cuvettes à Cystosires et similaires, ainsi que de ses variations suivant le niveau.

À ce type de plateaux et de cuvettes, qui se répète au pourtour et au sein du grand herbier que nous venons d'aborder, vers les Roho, Roc'h Louet, Ar Morbie, et d'autre part dans tous ceux de l'W. près de Grouezen, de l'Île Verte, etc. (en beaucoup moins riche aussi autour de ceux du Port Clos) nous opposerons celui qui remplit le chenal du Kerpont dans sa partie asséchant partiellement, en face du moulin (14); les différences sont dues à la constance et à la violence beaucoup plus grandes du courant, qui entraîne le faible développement des herbiers, rejetés loin de l'axe du chenal. Par contre, il ne nuit pas à l'abondance des Algues qui ne manquent (à l'exception de nombreux *Nemalion*) que sur les blocs du « rapide » central et de la chaussée artificielle qui le coupe. Ces blocs sont couverts sur toutes leurs faces de grosses Balanes en même temps que de Chthamales et le *Lithothamnium Lenormandi* (Aresch.) forme souvent à leur surface un enduit violet.

Les Algues brunes sont les mêmes que nous avons énumé-

(1) Parmi ces derniers la fréquence de *Pisa tetradon* (Penn.) est à noter.

rées : Cystosires de toutes les espèces, *Chorda*, *Laminaria saccharina* et *L. flexicaulis* avec *Halidrys* dans le bas, etc. Les *Fucus serratus* forment encore dans les cuvettes profondes de belles touffes très encroûtées d'épiphytes, et *F. vesiculosus* même descend très bas, avec des frondes d'une largeur extraordinaire. Les Floridées sont extrêmement abondantes et variées, et offrent au botaniste un matériel superbe. Surtout développées en hiver où elles couvrent d'une nappe pourpre tous les blocs qui paraissent nus plus tard, elles sont encore nombreuses à la fin de l'été. Les plus caractéristiques sont : *Chondrus crispus* (L.), *Laurencia obtusa* (Huds.) et *L. pinnatifida* (Gmel.), *Lomentaria articulata* (Huds.), *Corallina officinalis* L. et *C. squamata* Ellis, *Ceramium rubrum* (Huds.), *C. echinotum* J. Ag., *C. ciliatum* (Ell.), *Griffithsia setacea* (Ell.), *Monospora pedicellata* (Engl. bot.), diverses *Polysiphonia*, *Sphaerococcus coronopifolius* (G. et W.), *Gastroclonium ovale* (Huds.), *Plocamium coccineum* (Huds.), ces trois derniers étant les plus développés en hiver. Mentionnons spécialement *Halopitys pinastroides* (Gmel.), espèce presque aussi grande qu'une Cystosire et d'un port fort élégant grâce à ses rameaux enroulés qui en font un hôte précieux pour la petite faune associée, et qui paraît comme bien d'autres sporadique dans sa répartition ; nous ne l'avons pas trouvée sur l'autre flanc de l'île, et elle paraît manquer (au moins dans la zone des marées) dans toute la région de Roscoff au sens où nous avons pris ce mot d'autre part, quoi qu'elle existe bien plus à l'Est dans la Manche (Saint-Vast, Dinard) aussi bien que dans l'Océan (Saint-Jean-de-Luz, etc.). Elle remonte à un niveau élevé dans le déversoir du moulin. Les Algues calcaires encroûtantes sont surtout abondantes en dehors des rapides parmi les cuvettes de gravier peu profondes et bien découvertes où *Lithophyllum incrustans* Phil., et aussi *L. lichenoides* (Ellis) assez rare d'habitude dans ces conditions et qui pousse aussi bien sur les Algues (*Halopitys*) que sur les cailloux, atteignent un grand développement.

Comme animaux, *Anemonia sulcata* et *Aiptasia Couchi* sont encore plus abondantes là que partout ailleurs ; certains cailloutis du bord, parmi les *Fucus*, où il n'y a presque pas d'autre organisme, en sont littéralement remplis. Les encroûtements sont maigres à l'entrée du chenal, du côté de Beg ar Raz,

où les niveaux profonds sont sableux : rares *Oscarella*, *Botryllus violaceus* et *Leptoclinium gelatinosum*, *Styelopsis* à l'état isolé. Plus près du gué on retrouve toutes les Eponges et Ascidies citées de l'autre côté, avec des modifications dans la fréquence relative. Dans les secondes *Botr. violaceus* se montre souvent à découvert sur le flanc des blocs, *Styelopsis* abondant sous les surplombs se trouve aussi à la face inférieure des pierres mobiles (individus surbaissés, mais confluent) ; *Ascidia* et *Diplosomoides* sont rares, *Ciona*, *Clavelina*, *Morchellium* abondants. Le plus intéressant est le développement, très relatif d'ailleurs, pris par certaines formes qui étaient rares dans notre type de cuvettes de l'E. : les *Leptoclinium* du type *asperum-maculatum*, ou paraissaient même y manquer : les Botrylles du type *Schlosseri-smaragdus*, auxquels on peut ajouter comme Actinie la *Sagartia sphyrodetta* Gosse. Nombreux arbuscules de *Bugula avicularia* (L.) et d'autres espèces probablement. Les formes calcaires et les Mollusques énumérés d'autre part prédominent bien entendu au voisinage du rapide ; des Moules et Huitres s'y mêlent par ci par là.

La faune vagile est surtout caractérisée, en plus d'*Haliotis* abondantes et de grande taille, par les Crustacés : *Cancer pagurus* L. ; *Portunus puber* (L.), surtout *Pilumnus hirtellus* (L.) qui appartient à ce type d'association. Bien entendu les Porcellanes et Galathées banales. Comme caractères négatifs, absence totale de *Paracentrotus lividus* (Lmk.) [Echin.] qu'on pouvait s'attendre à y trouver, un *Parechinus miliaris* (Müller) de temps en temps (1).

Pour en finir avec la faune des blocs et pierrailles il ne nous reste qu'à dire quelques mots des points les plus battus de l'île, les anses du N., les récifs isolés comme Pistissee. Les encroûtements, bien entendu très maigres, s'y réduisent à des *Lepralia* et des *Styelopsis* isolés, avec quelques Eponges. Mais les Crabes déjà cités sont encore très abondants ainsi que quelques Annélides des graviers, *Marphysa sanguinea* (Mont.) en particulier.

(1) Trois Echinodermes abondants à Roscoff dans les faciès et niveaux analogues, *Antedon bifida* Penn (*rosaceus* (Linck-)), *Ophiothrix fragilis* (Müller), *Cucumaria Montagu* Fleming n'ont été rencontrés par nous qu'à l'île Verte, encore n'y sont-ils pas fréquents.

2° Les faciès non rocheux

Il est assez difficile de donner une description isolée de chacun des faciès ou sous-faciès non rocheux car, par les conditions spéciales de la sédimentation auxquelles nous avons déjà fait allusion, il est très rare qu'une même plage soit homogène à ce point de vue à tous les niveaux ; le plus souvent la plage supérieure est vaseuse, les sédiments les plus meubles s'étant déposés en auréole autour de la terre ferme. Inversement les niveaux correspondant à la zone IV ou au bas de la zone III se trouvent à l'entrée d'une anse ou au fond d'un chenal d'écoulement, et balayés par les courants n'offrent qu'un sable relativement grossier. Enfin parmi les rochers en labyrinthe l'intrication des divers sédiments atteint une complication considérable. Nous adopterons donc pour notre exposé un plan mixte entre l'étude par niveau et l'étude par faciès, et de plus nous séparerons provisoirement l'étude du revêtement végétal éventuel de la surface, qui présente à Bréhat des particularités beaucoup plus spéciales (en y joignant celle des animaux qui peuvent le hanter), de celle de la faune fouisseuse qui occupe la profondeur ; le lieu entre les deux est en effet assez lâche.

Les zones subterrestres au-dessus de I nous montrent une végétation phanérogamique halophile, qui a déjà été bien étudiée par CAMUS, et où ne manquent que les formes du sable meuble et des dunes, le sol étant constitué à ce niveau soit par les digues de gros galet signalées d'autre part et dont *Crambe maritima* L. et *Salsola kali* L. sont les hôtes caractéristiques, soit par des petits galets ou pierrailles légèrement couverts de vase desséchée qui donnent insertion de préférence à *Atriplex portulacoides* L., soit par le limon ancien ou un sable vaseux assez ferme où s'implantent *Salicornia herbacea* L., *Suaeda maritima* Dum., *Spergularia marginata* Kitt. etc. Dans les anses profondes où la pente est insensible et où se produisent de légers suintements d'eau douce on rencontre un véritable schorre en saillie de quelques centimètres au-dessus du sable ou de la vase nue ; pour le constituer s'ajoutent aux espèces précédentes *Glyceria maritima* Wahlb., *Salicornia radicans* Smith., *Plantago maritima* L., *Frankenia levis* L., *Statice limonium* L., *Aster tripolium*

L., *Inula crithmoides* L. Il en est ainsi notamment au fond et sur les bords du port de la Corderie, où *Suaeda fruticosa* Fork., forme rare dans la Manche, est abondante et autour de l'étang du Moulin, où la profondeur des mottes est habitée par quelques-uns des animaux subterrestres caractéristiques : *Anurida maritima* Laboulb., *Hydroschendyla maritima* (Gr.), etc.

Dans les zones marines proprement dites, les associations végétales importantes sont : 1^o les gazons de *Vaucheria*, 2^o les plaques de *Fucus lutarius*, 3^o les herbiers à petits Zostères, 4^o les herbiers à grands Zostères. Les deux premières se trouvent uniquement sur la vase des niveaux supérieurs, où leur fait suite la troisième quoiqu'elle se trouve parfois aussi sur du sable plus ou moins pur. Rares à Roscoff, où cette vase ne se rencontre que dans les estuaires ou l'extrême fond des baies, elles sont des plus communes à Bréhat vu les caractères spéciaux de la sédimentation. Nous avons néanmoins déjà signalé (DE B. 1914b) ces gazons de Siphonées où *Vaucheria Thureti* Woron. prédomine, qui hérissent la surface de trainées verdâtres et lui donnent de loin une teinte permettant de la confondre avec les herbiers, bien que ceux-ci se trouvent notablement plus bas. Ils hantent de préférence des surfaces bien horizontales, où la vase est relativement ferme, et remontent aussi haut que les Fucacées les plus élevées. Nous n'y insisterons pas davantage, non plus que sur les taches d'Oscillariées fréquentes aussi sur celle des niveaux élevés (¹).

Beaucoup plus intéressantes sont les plaques de *Fucus lutarius* Kütz., espèce très rare sur nos côtes et qui n'était connue

(¹) C'est au même niveau qu'il faudrait placer l'étude des Ulvacées, *Ulva* et *Enteromorpha* des espèces banales, qui peu développées pendant l'été couvrent pendant l'hiver des étendues considérables sur la plage tout à fait supérieure, principalement dans les fonds de baie. L'anse qui étrangle en deux l'île du N. au milieu de sa côte E. est remarquable à ce point de vue, mais on les trouve de même dans les recoins du Port Clos, de la Corderie, de l'étang du Moulin et de toutes les petites baies de Bréhat et de Béniguet, ainsi que dans le « marais » de la côte N. La raison de cette répartition saisonnière et spatiale est facile à comprendre : en hiver l'eau des pluies suinte de tous les côtés sur la plage supérieure et permet le développement de ces formes dont le goût pour les milieux saumâtres est bien connu, en tous les points assez abrités pour que le courant ne les emporte pas : des individus d'*E. intestinalis* (var. bulleuse et crispée) atteignent 1 m. 15 mais se brisent au moindre contact. En été, vase et sable sont complètement desséchés à ce niveau durant chaque marée basse, et cela suffit pour exterminer cette flore spéciale qui ne prospère en cette saison qu'aux points où l'apport d'eau douce est permanent.

sur le littoral N. de la Bretagne que par l'observation de DE B. et ZACHS à Terrénès (voir aussi SAUVAGEAU, 1908). Elle est presque banale à Bréhat et s'y observe en de nombreuses stations, toujours à la surface de ces bancs de vase supérieure. Son apparence est d'ailleurs assez différente de celle des individus de Terrénès; tandis que ceux-ci présentaient, sur des étendues de vase très molle, de grands pieds isolés, se ramifiant régulièrement en rosette autour du mince filament par lequel ils y sont implantés, à Bréhat nous trouvons un véritable gazon d'individus contigus et enchevêtrés, petits et peu ramifiés mais avec pousses adventices à la base, à la surface d'un banc de vase relativement dure (pl. VI, phot. 7). Ils rappellent à première vue les gazons courts des *Fucus* ordinaires (*platycarpus* surtout) sur des bancs rocheux semblablement disposés; mais ils s'en distinguent à coup sûr par la largeur moindre des frondes, leur torsion très marquée et leur implantation dans la vase sans substratum solide (pl. VI, phot. 7). La couleur du *F. lutarius* est aussi plus foncée que celle de ses congénères, d'un brun rappelant les *Pelvetia* desséchées, sans préjudice de la vase dont il est toujours souillé. Le contraste s'accuse du fait qu'au milieu d'un semblable gazon on trouve toujours quelques individus de *F. vesiculosus* et *platycarpus* insérés sur de petites pierrailles et qui paraissent des géants au milieu des autres (on trouve même de jeunes pousses épiphytes sur *lutarius*). Ils fructifient assez souvent vers la fin de l'été.

Quant à leur répartition, ces gazons se trouvent dans les endroits très abrités, donc contigus à la terre ou entourés d'îlots, et sur la vase fine, mais non trop détrempée; les chenaux formés par l'écoulement des eaux et où celle-ci est molle, mame-lonnée, criblée de déjections d'Arénicoles n'en renferment jamais; mais les banquettes au milieu desquelles ils sont découpés en portent, non sur leurs flancs arrondis, mais sur leurs faces supérieures à peu près régulièrement horizontales. L'existence de ces plateaux assez consistants est liée en beaucoup de points à celle des terrasses de limon ancien sur lequel on tombe en creusant de un ou deux décimètres (c'est très net notamment dans la grande station de Lavrec); mais en d'autres points il est certain que la vase s'est déposée d'elle-même dans les points calmes au milieu des courants et des chenaux d'écoulement,

qui l'ont découpée jusqu'à former de véritables dômes s'élevant à 1 mètre ou 1 m. 50 au-dessus du sable ou des pierrailles et que nous retrouverons à propos de l'association suivante. Leur niveau approche de celui des Fucacées supérieures sur les rochers voisins où elles atteignent, en ces points très abrités, leur hauteur maximum ; ils correspondent aux *F. vesiculosus*, *Ascophyllum* et *F. platycarpus*, s'entremêlant aux gazons de *Vaucheria* qui les dépassent en haut, mais ne remontent certainement pas aussi haut que les *Pelvetia*. Comme ces autres Fucacées donc ils ne sont pas couverts aux plus faibles hautes mer de morte eau, qui restent en dessous de 7 mètres. Plus bas ils disparaissent sans doute devant la concurrence des petits Zostères qui ont les mêmes besoins.

Les endroits présentant les conditions favorables sont nombreux autour de Bréhat une fois exclue la rive N., et même la rive S. insuffisamment découpée. Tout le long de la rive E., principalement un peu au S. du Bourg et un peu au N. de la séparation des deux îles (pl. VI, 6) s'observent de nombreuses plaques à tous les degrés de développement, depuis quelques décimètres carrés jusqu'à plusieurs mètres ; dans certaines qui sont en formation on ne trouve (août-septembre) que de très courtes pousses dressées analogues aux jeunes gazons de *platycarpus* ou *vesiculosus* sur les rochers. Parmi les îlots, dans tous les points sans courant prononcé s'en rencontrent d'autres pourvu que la vase s'y trouve à des niveaux assez élevés. La plus belle station est entre Lavrec et Raguenez-meur (2). Là cuvette qui se déverse au N. dans le grand herbier est entourée presque complètement de terrasses de limon couvertes d'une légère couche de la vase qui tapisse le chenal. Sur celle-ci s'implantent les *lutarius* en de nombreux points de la périphérie (1). Sur la rive W. il y en a notamment juste au-dessous du Moulin et dans l'anse de Nodgoven, mais surtout de très belles stations entre Grouezen et

(1) Cette station est remarquable par un autre point : la présence de l'*Oncidiella celtica* (Cuv.), ce curieux Pulmoné nu et amphibie qui passait jusqu'à présent pour ne se trouver que sur des rochers battus, en des points assez isolés (DE B. 1914 b, p. 160) ; la seule station analogue à la nôtre serait celle de DAUTZENBERG et DEROUX à la tour de Solidor (Saint-Malo). On le trouve non parmi les *lutarius* même, mais dans les anfractuosités que forme la paroi verticale du talus limoneux, ombragée par quelques grands Fucus retombant, et uniquement aux points où suintent du limon de très minces filets d'eau douce où poussent quelques Entéromorphes.

Béniguet sur lesquelles nous reviendrons. Il n'est certainement pas rare dans le dédale des rochers et herbiers à l'W. et au S. de ces points, que nous n'avons pu suffisamment explorer.

Les herbiers à petits *Zostères* sont également une caractéristique de Bréhat, et un trait commun de sa bionomie et de celle de l'anse de Terrénès, à l'exclusion des autres points de la région roscovite. Nous avons dû en 1914 (DE B. et ZACHS) laisser en suspens la détermination exacte des *Zostères* à feuilles étroites qui remplissent à Terrénès l'arrière-fonds et le petit herbier du port et sont identiques à ceux qui se trouvent dans les mêmes conditions à Bréhat. Pour ceux-ci, l'examen des échantillons nous les fait rapporter sans hésitation à *Zostera nana* Roth qui n'est point rare sur nos côtes de Bretagne et de Normandie et vit partout où elle a été signalée (SAUVAGEAU 1908), dans des conditions analogues.

Il reste néanmoins un point que nous n'avons pu préciser encore. A la limite supérieure des herbiers de *Z. marina* L. on trouve toujours des individus beaucoup plus petits (f. *angustifolia* auct.). Leurs caractères distinctifs restent-ils toujours tranchés et comment s'entremêlent les deux espèces aux points, d'ailleurs pas très nombreux, où il y a continuité entre le « grand » et le « petit » herbier ? C'est ce qui fera l'objet de recherches ultérieures.

Les herbiers de *Z. nana* ont beaucoup de caractères communs avec les gazons de *F. lutarius* ; ils occupent comme eux des espaces relativement restreints, quoiqu'en général plus étendus, en des points très abrités, formant souvent banquette au bord d'un chenal d'écoulement, mais souvent aussi cuvette dans un petit bassin entouré de rochers et de pierrailles. Dans la grande majorité des cas ils s'installent sur la vase plus ou moins pure et c'est un petit dépôt de celle-ci entre quelques rochers qui a été le facteur déterminant leur implantation. Quelquefois néanmoins ils s'enracinent au même niveau sur du sable véritable (petit herbier de Raguenéz-meur 3, pl. VI, phot. 3). D'ailleurs, comme nous le verrons pour les grands herbiers, la forme cuvette appartient plutôt aux herbiers sableux ou sablo-vaseux, la forme banquette aux purement vaseux, limités par un chenal. De toutes façons, l'herbier isolé possède un véritable déversoir par où s'écoule à marée basse l'eau retenue entre les feuilles et

dans le sol, et ce déversoir est habité par la série d'Algues caractéristiques des ruisseaux aux niveaux élevés, *Chondria tenuissima* (Good. et Woodw.), *Gracilaria confervoides* (L.), *Enteromorpha* sp. diverses, etc. Sur la surface de l'herbier les Zostères sont disposés par touffes assez espacées, rarement confluentes, et il n'existe aucun feutrage d'Algues entr'elles. On les trouve normalement fleuris en août comme les *Z. marina*. En beaucoup de points, des Zostères en train de mourir indiquent une modification des conditions assez précaires qui ont permis l'établissement de l'espèce ⁽¹⁾.

Reste à préciser le niveau qu'ils atteignent. Il est à première vue supérieur à celui des *Z. marina* et paraît en certains points étonnamment rapproché des limites supérieures de la marée (phot. 8). En réalité, il ne semble pas que *Z. nana* franchisse jamais la hauteur des plus faibles hautes mers de quadrature et puisse par conséquent rester pendant deux marées consécutives hors de l'eau. Du moins ont-ils toujours couvert aux hautes mers les plus faibles (7 m. 20 environ) que nous ayons observées. Malgré la difficulté d'observations précises nous ne croyons pas nous tromper en mettant leur limite supérieure vers 6 m. au-dessus du zéro, soit vers le milieu de notre zone II, tandis que *Z. marina* dépasse peu ou pas à Bréhat comme à Roscoff la zone III ⁽²⁾. Le rapprochement avec les Fucacées des mêmes points (les rochers contigus sont couverts d'*Ascophyllum*) conduit à la même conclusion.

Quant à la répartition, absence bien entendu complète, sauf l'exception citée en note, dans le N. où n'existe aucune association végétale non rocheuse. Sur la côte E. ils sont abondants, mais jamais en bordure immédiate de la côte comme *F. lutarius* ; ils occupent deux espèces de stations : d'une part les bords et

(1) Dans le « marais » formé par la grosse digue de galets au milieu de la rive N. nous avons observé en été, alors qu'il est complètement à sec, quelques brins de *Z. nana* morts mais régulièrement implantés, paraissant provenir de pieds qui auraient péri sur place. Il semble donc que quelques graines y aient germé au printemps alors que le marais était rempli par les tempêtes de l'hiver et donné de petites plantes qui ont succombé sans fructifier. Pourtant dans les observations faites en hiver nous n'y avons noté que des Entéromorphes.

(2) PAUVOT (1897) p. 550 et 581, indique qu'en un seul point des côtes normanno-bretonnes, la grande île de Chausey, les Zostères dépassent le niveau des basses mers maxima de morte eau, atteignant 6 m. 2, et sa courbe fait en effet un brusque crochet en ce point. Il est très probable que cette indication se rapporte à *Z. nana* qui est signalé aux Chausey.

l'extrémité des branches du grand herbier de *Z. marina*, remplissant le fond des petites anses où ils s'enfoncent parmi la pieraille, parfois en continuité avec lui, plus souvent séparés par une bande de sédiments nus ; — d'autre part une série de flaques isolées, de quelques mètres carrés de surface en général, parmi les rochers, entre Lavree, Raguenez-meur, Quistillie et Logodec. Les principaux ont été marqués sur la carte. Ils manquent totalement de la Chambre au Port Clos, remplissent au contraire une partie de l'anse de Nodgoven sur les bancs de vase situés en retrait du Kerpont. D'autres taches apparaissent sur des bancs analogues latéralement au déversoir du Moulin (qui renferme des *Z. marina*), et au fond même de l'étang, dans la partie qui garde l'eau la dernière ; une tache située le long de sa rive S. a disparu depuis la destruction des vannes. Ils paraissent manquer totalement dans le port de la Corderie, mais un peu plus au N., le long de la jetée de l'ancien canot de sauvetage (aujourd'hui remplacé par une propriété privée) il en existe une petite tache sur fond de sable (18). De l'autre côté du Kerpont une des plus jolies stations se trouve entre les îlots Grouezen et Béniguet (13). En ce point, en remontant depuis le gué on trouve successivement : chenal très sinueux serpentant entre des bancs arrondis de vase molle dont la surface supérieure est couverte de *Z. nana* ; plus haut atténuation du chenal, plateau incliné de vase plus ferme à *F. lutarius* ; à la partie supérieure il n'a plus qu'un gazon de *Vaucheria*, puis après un espace nu de sable vaseux on tombe sur les premières *Salicornia herbacea* L. suivies de quelques grâviers qui bordent le schorre à *Atriplex portulacoides* L. creusé de trous, à peu près azoïques, où l'eau séjourne. La succession des zones de végétation est typique, et sur l'autre flanc de la digue sédimentaire obstruant cette passe, reparait l'herbier à petits Zostères qui va se perdre dans le grand herbier de Lannek. Nous laissons de côté encore l'W. et le S. de Béniguet où il en existe certainement.

Nous pourrions être brefs sur le grand herbier à *Z. marina* qui ne s'écarte point de ce que nous connaissons à Roscoff. Il existe comme dans les autres régions des herbiers vaseux et des herbiers sableux, avec toutes les transitions, et comme les divers sédiments sont plus enchevêtrés que partout ailleurs le même souvent change plusieurs fois de substratum dans un

espace restreint. Pourtant quand ils acquièrent une certaine étendue ils présentent des différences bien tranchées qui influent sur l'ensemble du paysage et permettent de les reconnaître à distance. D'une façon générale l'herbier vaseux a une surface *convexe*, il revêt des banquettes de vase molle, presque planes au sommet, mais s'arrondissant sur les flancs pour plonger dans un chenal plus profond de 1 à 2 mètres par où s'écoulent les eaux et dont les ramifications les découpent de façon diverse. Les Zostères couvrent le sommet et la partie supérieure des flancs, manquent souvent dans la partie touchant le chenal, qui est formée de vase très molle; le fond de celui-ci, tapissé de graviers et de coquilles lavés par le courant, permet la progression. Au contraire l'herbier sableux a une surface *concave*. Il forme cuvette retenant en général quelques centimètres d'eau même à marée très basse et dont la partie centrale forme un chenal aussi, mais peu individualisé. C'est là que se développe sur les pierrailles la riche flore de Cystosires, Halopitys et autres Floridées, Laminaires mêmes, que nous avons déjà décrite comme association des cuvettes à fond de gravier. Très fréquemment, les deux types sont combinés, les bords de l'herbier, non balayés par le courant, sont vaseux et présentent des banquettes arrondies plongeant dans la cuvette qui occupe le milieu, et où celui-ci ne laisse déposer que du sable grossier. Les trois types : herbier vaseux, herbier sableux, pierraille à Cystosires se succèdent de la périphérie au centre.

C'est le cas du grand herbier de la rive E. que nous pouvons prendre comme type d'une description détaillée. Il occupe comme nous l'avons dit la partie N. du chenal parallèle à la côte par lequel s'écoulent les eaux de cette rive. L'embouchure se trouve au S. de la pyramide Roch'Louet, c'est-à-dire qu'en ce point il disparaît sous l'eau (qui n'abandonne jamais le centre du chenal), aux marées les plus basses; mais il se raccorde certainement plus bas avec le prolongement qui remonte entre Roch'Louet et Ar Morbie. Son extrémité supérieure se trouve, comme nous l'avons vu, dans le chenal de Lavrec, sous la forme de deux ou trois cuvettes entremêlées de Cystosires et reliées par des déversoirs. Il a d'autre part une dérivation latérale qui se déverse entre les Roho et Raguenez-meur, et plusieurs culs-de-sac remontant entre les rochers, principalement sur sa rive

W. Ceux-ci et les bords du principal sont de vase assez molle, tout le reste est sableux. Nous avons déjà parlé de ses rapports avec *Z. nana*.

Sur la vase, les Zostères, comme il est habituel, ne présentent aucun épiphyte et ne sont point séparés par un feutrage d'Algues. Dans les cuvettes sableuses au contraire celles-ci se développent : au point central, qui garde toujours quelques décimètres d'eau, elles sont abondantes, mais on n'observe guère le développement exubérant de *Polysiphonia fruticulosa* (Wulf.) qui caractérise les herbiers de Roscoff même. Par contre on y rencontre une quantité de touffes de petites Floridées, *Griffithsia setacea* (Ellis) et *G. corallina* (Lightf.), *Plocamium coccineum* (L.), *Sphaerococcus coronopifolius* (G. et W.), *Dudresnaya coccinea* (Ag.), *Bonnemaisonia asparagoides* (Woodw.) ⁽¹⁾, ces deux dernières très rares en place à Roscoff où elles paraissent vivre plus bas, au niveau du mærl. Au même endroit, riche développement d'épiphytes : Actinies banales, *Halicystus octoradiatus* (Clark) [Acal.] et des Campanulaires. *Diplosoma Listeri* (M. Edw.), *Aplidium zostericola* M. Edw. [Asc.], sans compter les Algues : *Ceramium diaphanum* (Lightf.), *Calithamnium corymbosum* (Engl. bot.), *Melobesia Le Jolisii* Rosan. etc. L'abondance de ces épiphytes est, même dans l'herbier sableux, très variable d'un point à un autre ; comme il faut s'y attendre ils se développent aux points où le niveau est assez bas et où il existe une certaine stagnation et souvent sur une grande étendue les feuilles de Zostères sont absolument nettes.

Comme espèces vagiles vivant parmi les Zostères (à l'exclusion de la faune fouisseuse sur laquelle nous reviendrons), on retrouve les formes habituelles : *Prostheceranus vittatus* (Mont.) [Turb.] ⁽²⁾, *Hermione hystrix* (Sav.) [Polych.], *Zizyphinus striatus* et *Z. exasperatus*, *Trophon muricatus*, *Archidoris marmorata*

(1) SAUVAGEAU (1918), nie complètement l'existence de cette espèce sur les rochers littoraux à Saint-Jean-de-Luz. Pourtant, l'un de nous l'a trouvée il y a quelques années en abondance dans la baie, sur un cailloutis à algues calcaires près de la balise voisine de l'entrée du port du Socoa. Qu'il lui soit permis aussi de faire remarquer que dans un travail de 1907 il signalait dans cette baie, derrière la digue de ce port, la présence d'*Ascophyllum nodosum* L. que M. SAUVAGEAU n'a pu encore y rencontrer.

(2) M. PRENANT 1919, signale dans un travail histologique à Bréhat *Prosthiostomum siphunculus* (delle Chiaje) espèce qui vit sur les Ascidies composées, sans indiquer de station plus spéciale ; il avait d'ailleurs été déjà signalé dans l'île par HALLEZ (1894).

Bergh et *Jorunna Johnstoni* (Ald. et Hanc.), sans parler des Labres, Gobies, Crevettes habituels. Des pontes de Seiches se trouvaient sur les Zostères durant l'été 1919, mais peu abondantes. Le bel Eolidien *Spurilla neapolitana* d. Ch. mérite une mention spéciale : il ne semble pas avoir jamais été signalé dans la Manche, sa limite septentrionale étant jusqu'à ce jour Arcahon d'après M. VAYSSIÈRE à qui nous devons sa détermination (voir aussi CUÉNOT, 1906). D'ailleurs les individus sont d'une coloration absolument différente de celle des individus méridionaux et mériteraient sans doute de former une variété géographique spéciale. Au lieu d'une teinte générale rougeâtre ou brunâtre avec taches blanches sur le dos, l'animal a son corps et son pied d'un blanc pur sur lequel tranchent l'extrémité rouge des tentacules et des rhinophores et les cirrhes d'un bleu gris ardoisé avec pointe jaune. Il atteint et dépasse 4 cm. de long. M. VAYSSIÈRE a trouvé aussi les nématocystes différents de ceux des individus de la Méditerranée; ce qui tient évidemment à la nourriture différente. Sa présence à Bréhat ne paraît pas accidentelle et sporadique comme il est fréquent pour les Nudibranches, car aussi bien en août 1916 qu'en août 1919 nous avons rencontré de nombreux individus dans les herbiers et parmi les Fucus, ainsi que leur ponte, en ruban spiralé et godronné. DE QUATREFAGES (1844) signale à Bréhat cinq espèces d'Eolidiens dont quatre nouvelles; nous ne les avons pas retrouvées faute de recherches spéciales, quelques-unes sont d'ailleurs banales en Bretagne.

Un grand herbier descendant au-dessous de la zone des marées occupe certainement tous les bords E. et S.-E. de Bréhat; le précédent s'y raccorde ainsi que les plus petits qui remplissent les anses entre Raguenez-meur, Quistillie et Logodec, la rade de la Chambre, l'anse du Guersido et celle qui la suit, le Port Clos. En tous ces points les Zostères plongent sous l'eau avec une pente beaucoup plus brusque comme nous l'avons dit et on les aperçoit au delà des Laminaires des pointes rocheuses abruptes. Ces herbiers ressemblent au précédent, mais en réduction. En général ils sont sur un fond de sable à peine vaseux, en pente d'abord douce, puis plus forte, sans formation de cuvette, de chenal, ni de déversoirs bien nets. Au N. de Logodec seulement quelques recoins vaseux qui se ratta-

chent aux « petits » herbiers. En corrélation avec ces caractères, les Zostères remontent beaucoup moins haut que dans les branches du grand herbier : au Guersido, l'herbier ne commence à découvrir que par des marées de 2 m. 20, et à la Chambre il est plus bas encore. Le chiffre donné par PRUVOT (2 m. 80) paraît se rapporter à des points de ce genre plutôt qu'à la hauteur maximum réelle des *Z. marina* autour de l'île, laquelle s'écarte certainement peu de la limite supérieure de la zone III (3 m. 60). De plus la flore associée est très peu développée, les épiphytes rares ou absents (quelques *Diplosoma* pourtant) : on saisit bien l'influence de la forme cuvette et de la stagnation qui en est la conséquence. Nous avons signalé par contre les formes des rochers bordants, *Codium* et *Diplosomoides* en particulier.

Dans le chenal du Kerpont le Zostère, sauf tout à l'entrée, ne peut occuper le milieu de la passe. Il se localise en petits lambeaux latéraux au-dessus de la ligne du O, mais remontant peu et peu peuplés comme les précédents. Totalement absent du gué, il réapparaît à la faveur du déversoir du Moulin au centre duquel il offre un beau développement et une jolie faune de cuvette, et continue en mince bande au N. jusqu'à l'entrée de la Corderie où très bas (un peu plus de 1 m.), il forme encore un large tapis. Mais le plus vaste champ pour les herbiers nous est offert par l'immense nappe triangulaire étendue de Béniguet au Phare de la Croix, et qu'ils recouvrent sans interruption autre que les écueils et champs de blocs (beaucoup plus développés d'ailleurs que ne l'indique la carte), qui se dressent à sa surface. Quelques banes de sable grossier de place en place sont aussi dépourvus de Zostères. Au N., cette nappe déborde Grouezen et Béniguet, s'insinue entre les rochers et arrive jusqu'au Kerpont. Ce n'est point à dire qu'elle soit uniforme et lisse comme le sont (dans une certaine mesure) les grands herbiers des baies de Penpoull et de Morlaix : l'abondance des rochers et la variété du substratum y créent des accidents remarquables, obéissant aux lois que nous avons posées ; les herbiers de vase se recourbent en dos d'âne de part et d'autre d'un chenal sinueux, les herbiers de sable se creusent en cuvettes superposées séparées par des rapides où l'eau brise entre des cailloux ornés d'une faune extrêmement riche. De très beaux

types s'en trouvent entre les îlots de la trainée N. (Lannek, Musie, Drainsec) et à l'E. de l'Île Verte. Des chenaux profonds recueillent en définitive la masse des eaux. Leur tracé sur la carte marine est lui aussi fort imparfait : la passe entre l'Île Verte et la Roche Thomas existe bien, mais vient à sec par des marées de 0 m. 6 ou 7.

Passons à la faune du substratum, couvert ou non par les associations végétales. La plage supérieure, en général vaseuse ou au moins sablo-vaseuse, ne présente absolument rien de particulier. Elle est unie ou légèrement vallonnée, criblée de déjections d'Arénicoles et de coquilles vides des Lamellibranches qu'on y déterre au même niveau. L'une des plus communes est le *Cardium edule* L. nié par Joubin, puis viennent les Lucines et les différents Tapes; *Venus verrucosa* L., qui donne lieu à une pêche active, s'observe surtout aux points nombreux où des graviers se mêlent à la vase. Très haut, dans la partie couverte l'hiver par les Entéromorphes, on trouve *Scrobicularia piperata* (Gmel.) ce qui confirme le rôle joué par les infiltrations d'eau douce de la mauvaise saison dans cette région. Nous avons négligé l'étude des Annélides plus spéciales, Cirrhatulien, Spioniens, Ariéliens qui se rencontrent à ces niveaux très élevés, mais un peu plus bas apparaissent les Clyménien et les Capitellien (*Leiochone clypeata* Saint-Jos., *Notomastus latericeus* Sars principalement), les petits arbuscules de *Lanice conchilega* (Pall.), et presque partout *Branchiomma vesiculosum* (Mont.) dont le panache brun ou strié vient émerger à l'orifice du tube si un ruisseau ou une cuvette conserve quelques centimètres d'eau, et surtout au moment du retour du flot. Cette espèce est intéressante par ce qu'à Roscoff on ne la trouvait guère que dans les herbiers, quelquefois fut d'ailleurs le substratum (voir DE B. et ZACHS) tandis qu'ici, sans manquer dans ceux-ci, elle est un hôte constant du sable et de la vase nus même dans la zone II. *Audouinia tentaculata* (Mont.) et le Sipunculien *Phascolosoma elongatum* Kef. sont aussi des formes banales. Des Spirographes et des Sabelles apparaissent implantés dans le sable des ruisseaux un peu importants (S. du grand chenal de la rive E.); les *Cereus pedunculatus* (Penn.) [Act.] sont très communs partout sur les petits cailloux enfoncés. Enfin apparaissent les Synaptés, dont les deux espèces signalées d'autre part se ren-

contrent à Bréhat, parfois mélangées. Là aussi *S. Galliennei* Herap. prédomine dans le sable relativement pur, *S. inhærens* (Müller) dans le gravier, sans que cela ait rien d'absolu. Nous avons trouvé ces deux formes moins différentes par les proportions de leurs spicules qu'elles ne le sont à Roscoff et Terrénès (DE B. et ZACHS, fig. 3, p. 226); surtout en ce qui concerne celles de l'ancre et de la plaque : *inhærens* à la plaque plus grande par rapport à l'ancre et *Galliennei* l'ancre plus allongée que dans les stations précédentes. Mais les différences dans la densification et les trous subsistent.

La plage inférieure est en général formée de sable moins vaseux et se constitue partout où les herbiers ne commencent pas dès le haut de la zone III. De nombreuses coquilles de *Solen* (surtout *S. vagina* L.), *Dosinia exoleta* (L.) (beaucoup moins abondante qu'à Roscoff) et *D. lupinus* (L.), *Tellina crassa* Penn., *Lutraria elliptica* Lam. et *Lutraria oblonga* etc. sont éparses sur le sol que criblent leurs trous. Les Polychètes comprennent outre les formes citées plus haut *Polycirrus* sp. ⁽¹⁾, *Clymene lumbricoides* Quatref. et *Cl. Ærstedii* Clap., *Petaloproctus terricola* Quatref., *Marphysa Belli*, Aud. et Edw., *Nephtys cæca* (Fabr.), etc. On observe ce type dans le bas des plages du Guerisido et de la Chambre, au-dessus de l'herbier et à l'entrée de la baie de la Corderie. En ce dernier point ont été aussi rencontrées deux Annélides rares, *Hyalinœcia grubei* Marenzeller (connu seulement de Dinard et de Saint-Malo sur nos côtes), et *Phyllodoce papulosa* Saint-Jos. Cette dernière avait été aussi trouvée par l'un de nous à Terrénès, d'après un échantillon qui n'a point été cité dans DE B. et ZACHS et que M. FAUVEL nous a également déterminé. A la surface du sable aux mêmes points on trouve des mottes isolées d'*Hymeniadidon caruncula* Bow. [Spong.], des *Gibbula magæ* (L.), des Pagures aux coquilles chargées de commensaux, *Ficulina*, *Calliaectis*, *Hydractinia*. Toutes ces formes sont surtout nombreuses dans les flaques sableuses que délimitent les petits herbiers du S.-E., au N. et au S. de Quistillie; on y rencontre aussi près de cette pyramide la Mol-

(1) Nous n'avons pas rapporté de matériaux suffisants pour l'étude des *Polycirrus* du sable et des herbiers. *P. aurantiacus* Gr. est certainement commun dans les deux, mais le seul *Polycirrus* déterminable que nous ayons soumis à M. Fauvel est un *P. caliendrum* Clap.

gule *Anurella roscovita* Lac.-Duth. [Asc.] (¹), déjà signalée en 1877 par LACAZE-DUTHIERS lui-même ; il cite de Bréhat dans le même travail plusieurs autres Molgulidées que faute de recherche spéciale nous n'y avons pas rencontrés, non plus que la *Cynthia sigillata* qu'il mentionne en 1892.

Telle est la succession normale des faunes de haut en bas des plages nues, dont les sédiments se modifient parallèlement comme nous l'avons vu. Passons à quelques types plus spéciaux de substratum. Les seuls points où l'on observe du sable relativement pur se trouvent aux deux entrées du Kerpont, où il est grossier et très mélangé de débris de coquilles et de marl : au S., les petites plages au-dessous de la batterie ont à peu près la faune habituelle avec prédominance de *Nephtys caeca* (Fabr.) et *Nereis irrorata* Malmgr. ; elles sont perforées de trous ronds, assez gros, par lesquels on voit s'échapper en jet l'eau drainée dans le sable au-dessus. Leur auteur, qui n'est point commode à capturer, est un Thalassinide, *Callianassa subterranea* (Mont.) ou *Axius stirhynchus* Leach dont nous avons pris des échantillons dans des stations semblables et dans les herbiers. Là a été aussi recueillie une holothurie assez rare sur nos côtes, *Pseudocucumis mixta* Ostergren. Plus près du chenal le sable grossier, ondulé à la surface et évidemment remanié sans cesse par le courant, ne renferme rien. A l'autre bout du Kerpont, juste au N. de Grouezen, s'observent au milieu d'herbiers en régression ou accolés aux rochers des tas de sable peu étendus, mais très vallonnés rappelant à première vue le grand banc du Loup près de Roscoff (15). Ils n'en possèdent point la faune très caractéristique et on n'y trouve guère que *Nephtys caeca* peu abondante. Le point intéressant est le nombre considérable de coquilles de Lamellibranches, la plupart brisées d'ailleurs, qu'y concentrent les courants (on ne les trouve point en place) : Dosinies, Tellines, Mactres, Lutraires des espèces banales, et chose curieuse *Pholas dactylus* L. en très beaux échantillons parfois entiers. L'habitat de cette espèce caractéristique des

(¹) Le nom correct de cette espèce est *Casira oculata* (Forbes et Hanley), mais comme il a été fait dans les *Grèves de Roscoff* nous conservons en principe les noms employés dans la littérature faunistique de nos côtes là où il n'y a pas eu de révision spécifique récente.

falaises calcaires est sans doute dans notre région les talus de limon ancien, mais nous n'avons pu arriver à le découvrir.

Les plages sableuses proprement dites font passage aux champs de bloes par des trainées de graviers et pierrailles, parfois mêlés de vases, dont la faune est fort riche. Comme Mollusques, guère que *Venus*, mais un développement considérable de Polychètes et de quelques autres formes inférieures où certaines espèces s'ajoutent à celles que nous avons déjà vues. Par exemple au Kerpont, immédiatement à l'E. du gué, ces graviers (encroûtés superficiellement d'Algues calcaires aux points formant un peu cuvette), renferment en abondance : *Eunice Harassi* Aud. et Edw., *Arabella iricolor* (Mont.), *Lumbriconereis Latreillei* Aud. et Edw., *Harmothoe lunulata* (D. Ch.), *Lagisca extenuata* Gr., *Aricia Cuvieri* Aud. et Edw., *Audouinia tentaculata* (Mont.), *Polycirrus* sp., *Branchiomma vesiculosum* (Mont.), *Phascolosoma elongatum* Kef. — *Synapta inhærens* (Müller), *Edwardsia Beautempsi* Quatref. ⁽¹⁾. Le Crabe *Pilumnus hirtellus* (L.), très commun sous les pierres, s'y mêle aussi. On rencontre des types analogues près de l'Île Verte, où ont été trouvés en plus (mais ceci est certainement contingent) *Marphysa sanguinea* (Mont.), *Sthenelais boa* (Johnst.), *Chætopterus variopedatus* (Ren.), et même dans le N. de l'île, parmi les bloes enfoncés dans le gravier des petites anses un peu abritées, où la faune est à peine moins riche (*Arenicola Grubei* Clap. n'a été noté que près du Chandelier).

La vase pure, aux niveaux inférieurs, ne s'observe guère dépourvue de Zostères que près des chenaux de certains herbiers et sa faune comporte *Nephtys caeca* et d'autres formes déjà trouvées dans le sable ; nous y avons trouvé en abondance le long du grand herbier de l'E., sous la pointe N. de Lavrec, *Synapta Galliennei* Herap. qu'il ne nous était jamais arrivé de rencontrer dans ces conditions.

Quant à la faune fouisseuse des herbiers elle diffère, chose curieuse, extrêmement peu de celle des mêmes sédiments découverts. La raréfaction des Lamellibranches, partout où les

⁽¹⁾ FISCHER (1888) a décrit de Bréhat, à l'entrée de la Corderie, une nouvelle espèce d'Edwardsie (*E. lucifuga*) d'après une ancienne aquarelle de QUATREFAGES ; elle nous paraît comme à NAFILYAN (1912) ne pas être distincte de l'ubiquiste *E. Beautempsi*.

Zostères sont denses, est le trait dominant ; les Annélides et autres formes ne varient qu'en abondance et fréquence relative, comme d'ailleurs elles varient sans cela suivant les endroits. Les ubiquistes, qui remontent le plus haut et se trouvent à peu près partout, sont *Audouinia tentaculata*, *Branchiomma vesiculosum*, *Phascolosoma elongatum* ; dès que la faune s'enrichit s'ajoutent les *Lumbriconereis*, *Arabella*, *Marphysa* ⁽¹⁾, *Clymene*, *Polycirrus*, *Phascolosoma vulgare* Blainv. (assez rare), dans les Némertes *Tubulanus polymorphus* Ren. (et d'autres *Tubulanus* annelés de blanc que nous n'avons pas déterminés), *Lineus bilineatus* (Ren.). Des Synapses même quelquefois. Il est rare, bien que la composition fondamentale soit la même, de trouver une densité d'organismes égale à celle de certains points de l'herbier vaseux à Penpoull. L'abondance des fouisseurs est d'ailleurs loin d'être proportionnelle à celle des animaux de surface et épiphytes ; les grandes cuvettes si peuplées de l'E. en sont assez pauvres, il est vrai que les herbiers des petites baies sableuses le sont encore plus. Quant aux herbiers à *Z. nana* la faune est fondamentalement la même avec l'appauvrissement dû au niveau plus élevé, et *Audouinia tentaculata* est la dernière forme qui persiste.

III

LA RÉPARTITION DES TYPES BIONOMIQUES AUTOUR DE BRÉHAT.

CONCLUSIONS

Nous pouvons à présent résumer ce qui vient d'être dit en entreprenant méthodiquement le tour de l'île pour y grouper les associations que nous venons de décrire l'une après l'autre, et partager la zone intercotidale de Bréhat en un certain nombre de districts bionomiques dont ce groupement fournira les caractères. Cette besogne est assez facile d'après ce que nous avons dit, et la division correspond à peu près aux points cardinaux.

(1) La grosse *M. sanguinea* très recherchée des pêcheurs comme appât est recueillie par eux, aux fortes marées, aussi bien dans les herbiers que dans les graviers des points assez battus.

Un premier district comprend toute la côte N., depuis l'entrée de la Corderie jusqu'un peu au delà du Paon (presque jusqu'à la pyramide Ar Morbic). Il correspond au mode battu autant qu'il peut exister à Bréhat, et c'est le seul où le choc des vagues ait plus d'importance que l'action des courants. Les falaises granitiques tombent à pic dans l'eau sur le court espace compris entre Kervarec et l'amer Rosedo, où elles sont à peu près dépourvues de végétation. Sur le reste, sauf au Paon où de grands rochers s'isolent, des pointes prolongées par des éboulis de pierres, séparées par des champs de bloc de toute taille que du gravier cimente à la base ; en retrait, un peu de sable grossier, au fond de chaque anse une levée de galets en saillie sur la terre ferme, basse et facilement inondée. Couloirs créés par l'abrasion de la diorite dans les falaises massives.

Grâce à l'abri relatif des pointes et traînées, des Fucacées (même *Pelvetia*) peuvent s'établir au moins sur les parties en retrait, mais toujours à l'état de taches de quelques mètres carrés au maximum. Les Chthamales revêtent en haut toute la roche et s'entremêlent aux pointes de Balanes, surtout localisées aux anfractuosités, et de petites Moules ; en général elle est presque nue, à part quelques touffes de *Fucus serratus*, *Bifurcaria* et grandes *Rhodymenia* au-dessus du niveau où commencent les Laminaires, bien développées en plateaux et sur les flancs des rochers isolés. Les couloirs facilitent leur développement et celui des Floridées, mais descendent rarement assez bas. Les Styelopsis sont communs sous les surplombs et les cailloux mobiles, généralement à l'état pur. Plus haut nombreuses cuvettes profondes, à flore riche, dont l'Himanthalie est un des éléments caractéristiques. Développement assez médiocre des Algues calcaires. Pas de Zostères ni de sédiments capables d'en porter ; les graviers et le sable entre les blocs, aux points un peu en retrait, hébergent une riche faune d'Annélides, d'ailleurs banales ; Crabes et Porcellanes à la surface. Les écueils de Pistisee et Scoeden sont analogues avec suppression du type un peu abrité des points en retrait.

Le second district, le district E., va d'Ar Morbic à Logodec. Très développé en largeur, il a pour caractéristique l'émiettement des têtes rocheuses parmi des sédiments de toute grosseur, inextricablement enchevêtrés. Les eaux retenues entre elles

s'écoulent par les deux bouts d'un chenal principal parallèle à la côte, de Roch Louet à la Chambre ; sa moitié se déversant au N. est occupée par le grand herbier dont les tentacules isolent le plateau des Roho, se prolongent entre Roch Louet et Ar Morbie et plus bas vers la chaussée qui joint les deux îles. La moitié S. au contraire est formée de sable vaseux à *Bran-chiomma*, *Lagisca* etc., parsemé de coquilles vides ; un herbier rappelant l'autre en plus petit s'installe entre Quistillie et Logodec comme très bas dans l'embouchure de la Chambre. La vase forme bordure le long de la côte où elle remonte, sauf interruption de pierrailles, jusqu'à la bordure phanérogamique, se dépose ailleurs sur les bords et dans les diverticules du chenal principal en une quantité de petites anses et cuvettes isolées ; elle y donne insertion aux associations caractéristiques des plaques de *Fucus lutarius* égrenées le long de la côte et parmi les rochers, des herbiers de *Zostera nana* plutôt au milieu de ceux-ci ou se rattachant aux bords vaseux des grands herbiers. Le tout se combine le plus nettement dans le grand bassin compris entre Raguenez-meur et Lavrec où le chenal central boueux, avec *Z. nana* sur certains dômes, s'entoure de terrasses de limon à *F. lutarius* et suintements hantés par les Oncidies. De riches cuvettes d'Algues (*Dictyosiphon*, puis *Cystosires*) emplissent le point culminant du chenal principal sous Lavrec et passent à l'herbier où ces dernières et leur faune associée (Ascidies composées surtout) prennent un magnifique développement ; de même sur les rochers qui y plongent et les blocs des déversoirs où se multiplient les Mélobésiées, les Chthamales et autres organismes calcifiants.

Tout autour les sédiments, vase aussi bien que sable, présentent une faune très variable suivant les points et peu différente, au moins comme Annélides, des herbiers correspondants. Les points les plus éloignés de l'herbier et ceux où la zone supérieure est le plus étalée (golfe creusé dans l'île N.) sont d'une grande pauvreté et remarquables seulement par le fort développement des Ulvacées en hiver, lié aux infiltrations d'eau douce de la région. La végétation des rochers présente tous les intermédiaires entre la succession normale des zones de Fucaées, très complète le long de la côte et sur tous les écueils en retrait, et leur disparition graduelle au profit des Chthamales vers les

entrées du chenal et sur les pointes externes des îles ; jamais d'Himanthalia à sec, mais *Bifurcaria* et *Chorda* visent par place à la remplacer. Ces pointes extérieures, garnies de Laminaires, tombent à pic, plus même que dans le N., dans le courant qui les lèche, en même temps que les herbiers s'y enfoncent ; c'est lui, plus que la vague, qui fait réapparaître là un type battu bien caractérisé quoiqu'un peu différent du précédent : au-dessous des *Nemalion*, petites touffes d'autres Floridées (*Rhodymenia* toujours laciniée), de *Codium*, *Dictyota*, etc. sur la roche enduite de *Lithothamnium* (*Botryllus* et *Diplosomoides* par place), Balanes et même Moules dans les fentes, peu de grottes, renfermant des *Pachymatisma* plutôt que des *Styelopsis*. Le bord des anses garnies d'herbier présente des caractères intéressants : c'est là qu'on trouve les bordures de *Cystosires* sortant de l'eau, et surtout les *Codium bursa* et *adhaerens* mêlés aux Ascidies composées, surtout *Diplosomoides* qui n'est pas d'ailleurs exubérant comme ailleurs.

Le district occupant le S.-E. et le S. n'est qu'un appauvrissement du précédent, lié à la très faible largeur de la zone émergente et à l'absence des grands herbiers en cuvette. Les petites anses, où les *Zostères* remontent très peu de sorte que la faune de la plage inférieure avec ses Lamellibranches et Annélides a la place de s'y installer, sont uniquement sableuses, les *Zostères* eux-mêmes dépourvus d'épiphytes. Dans le fond du Port Clos seulement on observe de la vase nue au-dessus des *Zostères* avec des Ulves dans les suintements et la faune pauvre des endroits souillés ; plus de *F. lutarius* ni de *Z. nanà*. Entre les anses, sur les roches, les zones supérieures sont à peu près disparues, le *F. serratus* dense sous la batterie se dissocie lui-même à l'E. du Port Clos et les gazons jeunes et plans dressés sont très fréquents. A la place, peu de Chthamales et pas d'autres organismes, de sorte que le rocher est souvent remarquablement nu. Par compensation, d'assez belles grottes à *Styelopsis* avec autres Ascidies et Éponges associées et quelques *Codium* encore sur les pointes abruptes.

Le quatrième district est constitué par le Kerpont avec ses deux rivès. Là tout est subordonné à l'influence des courants de marée, qui quatre fois par jour le balayent avec violence. Ils rejettent sur les côtés les sédiments meubles et leurs associa-

tions : aux deux extrémités sable grossier, vallonné et mêlé de coquilles vides ou occupé par l'herbier qui forme une mince bande de part et d'autre, manque au milieu, de toutes façons peu peuplé. Dans les anfractuosités profondes au contraire, passe de Grouezen à Béniguet, anse de Nodgoyen, anse du Moulin, la vase peut se déposer, avec les associations de *F. lutarius* et *Z. nana* qui réapparaissent, et l'étang du Moulin produit dans son déversoir un remarquable relèvement des Zostères et des Algues de cuvettes. Les rochers massifs et blocs plongeant dans le courant au N. et au S. du point guéable ont encore des *F. serratus* bien développés mais sont relativement pauvres en autres organismes, à part *Aiptasia*. Au contraire, au voisinage de ce gué, la plate-forme se creuse de grandes cuvettes à fond rocheux ou sableux où s'implante une superbe floraison d'Algues, Cystosires, Laminaires, Floridées (surtout *Halopitys* qui manquait dans l'E.) se mélangeant d'herbier sur les bords ; les Algues calcaires prolifèrent dans les moins profondes et le rapide même, sur ses blocs couverts de Balanes et Némalions, héberge une très riche faune d'Ascidies et d'organismes calcifiants.

Le cinquième district est formé par tout ce qui est à l'W. de Béniguet. Nous l'avons peu exploré, mais son caractère général est analogue à celui du district E., en beaucoup plus riche vu l'immense développement des herbiers de tout substratum et de toute forme au milieu d'un dédale de rochers. Faunes de cuvettes et faunes de déversoirs y prennent un développement superbe en de nombreux points, *Codium bursa* et *Diplosomoides* y deviennent exubérants de même que les Annélides fouisseuses des herbiers et graviers. Les grottes surtout y sont plus chargées d'Ascidies et d'Éponges que dans tout ce que nous avons vu, et l'on voit apparaître un type nouveau de grottes à Alecyonaires et Madréporaires au voisinage des îlots plongeant dans le chenal du Trieux, par des faces à pic encore, et richement garnies de Laminaires. Celles-ci prennent un grand développement au N. à Men Gal, où réapparaît le faciès ensablé, puis le type battu proprement dit du N. de Bréhat.

Tirer des conclusions générales d'une étude aussi sommaire que celle que nous venons de faire peut paraître hasardeux ; du

moins, puisque son objet est avant tout une comparaison avec la région de Roscoff, pouvons nous nous demander quelles différences et quelles ressemblances cette comparaison met en valeur et essayer d'en pressentir les causes. Que les ressemblances prédominent, que deux points comparables comme niveau, mode et faciès soient occupés par des associations comparables, c'est ce qui saute aux yeux d'après tout ce que nous avons dit et a beaucoup simplifié notre description. On pouvait s'y attendre, de même qu'à trouver à Bréhat un nombre de types faunistiques beaucoup plus restreint que dans la vaste « région de Roscoff » définie d'autre part. On n'y rencontre notamment pas le type des plages de sable très pur et coquillier qui s'ébauche dans le sable à Ophéliens des bancs du Loup et de l'Île de Bas pour atteindre un magnifique développement dans le sable à *Echinocardium* de la région de Loquerec. Un certain nombre de formes comme les Hermelles, qui paraissent localisées au voisinage de plages de ce type, manquent du même coup.

Prenons donc un champ plus restreint et comparons Bréhat à la seule petite île de Callot qui s'étend sur une longueur de 3 kilomètres entre les baies de Morlaix et de Saint-Pol-de-Léon, comme elle dans l'embouchure du Trieux. Les analogies sont marquées : le grand développement des herbiers tant sableux que vaseux, avec la formation de cuvettes et d'une riche faune associée sur les Algues et rochers voisins, spécialement d'Ascidies, est le caractère dominant de l'une et de l'autre ; les autres faciès, sables nus, graviers, roc compact, montrent les mêmes caractères. Pourtant des différences s'affirment. Le long des flancs de Callot s'observe la transition graduelle du mode abrité au mode exposé, et à la pointe N. nous trouvons un mode très exposé, caractérisé sur les rochers par le développement des moulières, en cuvettes par celui des Oursins (*Paracentrotus*) qui débordent d'ailleurs dans les graviers voisins jusque près des herbiers. Ce mode manque à Bréhat totalement : les Moules y sont isolées et *Paracentrotus* que nous n'avons jamais trouvé (sans vouloir exclure la possibilité d'en rencontrer un individu égaré) n'y forme en tous cas pas l'association caractéristique. Il ne suffit point qu'une côte soit très battue pour qu'il y ait des Oursins, dont la répartition dépend aussi de facteurs encore

mystérieux : l'exemple de l'île de Bas et de tout l'W. de la région roscovite où ils manquent totalement même là où les moulières sont bien développées suffit à le prouver. Mais à Bréhat le moindre développement des Balanes, des Algues calcaires, etc. plaide aussi dans le sens d'une moindre évolution vers le type très exposé, que les courants ne suffisent pas à faire apparaître ; de même la présence sporadique de *Parechinus* dont les limites débordent partout celles de *Paracentrotus*. Faut-il expliquer de la même façon la rareté ou l'absence apparente de formes telles que les *Botryllus Schlosseri-smaragdus*, *Heterocarpa*, *Sagartia sphyrodéta*, *Tealia*, *Corynactis*, qui existent en des points fort calmes mais ont une exubérance spéciale sur des écueils comme Duon ?

Un autre exemple d'organisme à répartition capricieuse est offert par l'Himanthalie, existant à Callot mais manquant dans tout l'E. de la région roscovite et qui à Bréhat ne forme pas zone non plus, mais est bien développée en cuvettes. Nous y ajoutons en sens inverse de nouveaux cas par les *Codium adhaerens* et *bursa* si abondants à Bréhat et qu'on n'a jamais trouvés près de Roscoff, et par des Algues beaucoup plus communes le long de nos côtes comme *Padina pavonia* et surtout *Halopitys pinastroides* qui paraissaient également y manquer. Mais dans l'ensemble on peut dire que le bios de Bréhat est moins « riche » ou plutôt moins complet que celui de l'île, beaucoup plus petite de Callot, bien que chaque association présente y héberge autant de formes secondaires, parce qu'il y a moins de types d'associations, ceux des points très battus manquant.

Ce fait n'est point compensé par la présence à Bréhat de deux associations très spéciales mais très pauvres en hôtes, les *Fucus luturius* et *Zostera nana* qui existent d'ailleurs à Terrénès en face Callot. Il est intéressant de se demander pourquoi celles-ci manquent, à cette seule exception près, dans les vastes baies de Penpoull et de Morlaix. Il semble que la réponse soit, au moins pour une part, dans les conditions différentes de la sédimentation. L'une et l'autre exigent de la vase déposée à un niveau élevé ; or dans les estuaires léonais il n'en existe que dans les rivières mêmes et les fonds de port, où le grand afflux d'eau douce et les souillures exercent sans doute sur ces associations une influence défavorable. De plus ces estuaires sont

largement ouverts et balayés par les flots, tandis qu'à Bréhat, malgré la violence des courants, l'enchevêtrement des écueils crée des zones mortes où la vase peut se précipiter et les végétaux délicats s'implanter. Ils n'y réussissent à Terrénès que grâce à la présence d'une anse très fermée, surtout son arrière-fond; d'ailleurs la forme de *lutarius* y est différente car la vase reste molle et ne se raffermi pas pendant l'exondation comme le long de la côte de Bréhat.

D'autre part cette multiplicité des écueils, la complication des courants et l'enchevêtrement des sédiments rendent les transitions entre modes et faciès, si simples à suivre le long du chenal de l'île de Bas ou de la côte de Callot où elles se font petit à petit de la profondeur vers le large, extrêmement difficiles à apprécier à Bréhat. Pour en retrouver les effets il faut s'être formé par l'étude de ces cas simples, et il est heureux que ce ne soit pas en ce point qu'on ait essayé pour la première fois de fixer leurs lois. Si les types dans les modes abrités et médiocrement battus sont aux niveaux moyens nombreux et enchevêtrés, au contraire la transition avec les zones inférieures et les points exposés se fait trop brusquement, toujours par l'action des courants qui rasant la côte et emportent tout au delà d'une certaine profondeur. D'où le faible développement des Laminaires accessibles à pied et autres associations du même niveau. Nous avons attribué ailleurs la richesse extraordinaire de la faune, des grottes en particulier, sur des îlots comme Duon, le Cerf et autres, au mélange qui s'y effectue entre l'eau enrichie en matières nutritives par les immenses herbiers des estuaires et l'eau pure et aérée du large; c'est ce mélange graduel qui manque à Bréhat, de même qu'une roche formant suffisamment de fissures au niveau voulu, et c'est pour cela que nulle part on n'atteint à une pareille richesse de faune. Malgré sa complexité apparente l'île entière n'est comparable qu'à un de ces rochers qui émergent des herbiers vers le milieu de la longueur de Callot et l'abondance de formes telles que *Aiptasia* et surtout *Diplosomoides* essentiellement caractéristiques de tels rochers vient justifier la comparaison.

APPENDICE

Nous avons rapporté de Bréhat un certain nombre de fixations en bloc de la petite faune qui sort des Algues découpées, des Eponges ou Ascidies quand on les abandonne à pourrir dans une cuvette. L'étude comparative de ces associations prises dans des conditions différentes dans la même localité, et dans des conditions analogues dans des points éloignés, n'a jamais été faite et promet d'être intéressante. Elle nécessitera de nombreuses années de récoltes et la détermination précise des espèces d'une douzaine au moins de grands groupes richement représentés dans cette faune. Celle de nos matériaux de Bréhat n'a encore été faite que par MM. CHEVREUX pour les Amphipodes et FAUVEL pour les Polychètes. Comme l'étude des autres groupes ne sera pas terminée de sitôt et devra prendre place dans un travail spécial, nous donnons ici de suite, à titre de documents, les déterminations de ces deux savants :

Amphipodes

Polychètes

14-VIII-19. Grand herbier de Lavrec (au filet fin, dans les Zostères).

Dexamine thea Böck.

Pleonexes gammaroides Bate.

11-VIII-19. Chenal de Lavrec, dans les Cystosires.

Leucothoe spinicarpa (Abildg.).

Apherusa bispinosa (Bate).

Dexamine thea Böck.

Amphithoe imbricata (Mont.).

Pleonexes gammaroides Bate.

Platynereis Dumerili (Aud. et Edw.)

Leptonereis glauca Clap.

Syllis variegata Gr. ?

Spharosyllis hystrix Clap.

Grubea clavata Clap.

Exogone gemmifera Pagenst.

Dasychone bombyx Dalyell.

Amphiglena mediterranea Leyd.

Oria Armandi Clap.

25-VIII-19. Kerpont dans les Halopitys.

Amphilochus neapolitanus della Valle.

Peltocoxa Marioni Catta.

Leucothoe spinicarpa Abildg.

Stenothoe monoculoides (Mont.).

Apherusa bispinosa (Bate).

Platynereis Dumerili (Aud. et Edw.)

Nereis cultrifera Gr.

Eteone picta St-Jos.

Lagisca extenuata Gr.

Autolytus pictus Ehl.

A. prolifer (O. F. Müller.).

<i>Nototropis redlanensis</i> (Bate et Westw.).	<i>Syllis prolifera</i> Krohn.
<i>Aora typica</i> Kroy.	<i>S. Krohni</i> Ehl.
<i>Microprotopus maculatus</i> Norman.	<i>S. hyalina</i> Gr. ?
<i>Leptochirus pilosus</i> Zadd.	<i>S. armillaris</i> OErst. ?
<i>Amphithoe rubricata</i> (Mont.).	<i>S. variegata</i> Gr. ?
<i>Podocerus variegatus</i> Leach.	<i>Odontosyllis ctenostoma</i> Clap.
	<i>Pterosyllis formosa</i> Clap.
	<i>Eurysyllis paradoxa</i> Clap.
	<i>Ehlersia cornuta</i> Rathke.
	<i>Grubea clavata</i> Clap.
	<i>Exogone gemmifera</i> Pagenst.
	<i>Polycirrus aurantiacus</i> Gr.
	<i>Amphiglena mediterranea</i> Leyd.
	<i>Oria Armandi</i> Clap.

25-VIII-19. Déversoir du Moulin, Cystosires et Halopitys, beaucoup plus haut que le précédent.

<i>Lysianasse ceratina</i> (C. Walk.).	<i>Platynereis Dumerili</i> (Aud. et Edw.)
<i>Stenothoe monoculoides</i> (Mont.).	<i>Leptonereis glauca</i> Clap.
<i>Dexamine thea</i> Boeck.	<i>Odontosyllis ctenostoma</i> Clap.
<i>Microdeutopus chelifer</i> (Bate).	<i>Eurysyllis paradoxa</i> Clap.
<i>Leptochirus pilosus</i> Zadd.	<i>Amphiglena mediterranea</i> Leyd.
<i>Amphithoe rubricata</i> (Mont.).	
<i>Pleonexes gammaroides</i> Bate.	
<i>Podocerus variegatus</i> Leach.	
<i>Phthisica marina</i> Habber.	
<i>Caprella acutifrons</i> Lat.	

VIII-19. Côte E. et S. de Bréhat dans les Styelopsis.

<i>Leucothoe spinicarpa</i> (Abildg.).	<i>Leptonereis glauca</i> Clap.
<i>Stenothoe monoculoides</i> (Mont.).	<i>Syllis gracilis</i> Gr. .
<i>Hyale Nilssoni</i> (Rathke).	<i>Oria Armandi</i> Clap.
<i>Dexamine thea</i> Boeck.	
<i>Microdeutopus chelifer</i> (Bate).	
<i>Jassa ocia</i> (Bate).	

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

(Cet index est limité aux ouvrages cités dans le texte, il n'a pas la prétention de comprendre tous ceux où ont pu être cités des animaux ou des végétaux provenant de Bréhat).

1908. BARROIS (Ch.). — Légende de la feuille de Tréguier (*Ann. Soc. géolog. Nord*, XXXVII, p. 3-30).

1914 a. BEAUCHAMP (P. de). — Aperçu sur la répartition des êtres dans la

- zone des marées à Roscoff (*Bull. Soc. zoolog. France*, XXIX, p. 39-43).
- 1914 b. BEAUCHAMP (P. de). — Les grèves de Roscoff (Paris, L. Lhomme, un vol. in-8°).
1920. BEAUCHAMP (P. de). — Sur une nouvelle espèce de *Catenula* (Turbellariés Rhabdocoles) (*Bull. Soc. zoolog. France*, XLIV, p. 401-09).
1914. BEAUCHAMP (P. de) et I. ZACHS. — Esquisse d'une monographie bionomique de la plage de Terrèns (*Mém. Soc. zoolog. France*, XXVI, p. 197-237, pl. VIII-IX).
1900. CAMUS (F.). — Etude botanique sur l'archipel de Bréhat (*C. R. Assoc. française Avanc. Sc.*, 28^e session, II, p. 456-63).
1867. CROUAN (P.-L. et H.-M.). Florule du Finistère (Paris et Brest, un vol. in-8°).
1906. CUÉNOT (L.). — Contributions à la faune du bassin d'Arcachon. IV. Eolidiens (*Trav. labor. Stat. biolog. Arcachon*, IX, 15 p.).
1913. DAUTZENBERG et DUROUCHOUX. — Les Mollusques de la baie de Saint-Malo (*Feuille jeunes Natur.* 43^e année, suppl.).
- 1888-89. FISCHER (P.). — Description d'une nouvelle espèce du g. *Edwardsia* Quatrefoies (*Bull. Soc. zoolog. France*, XIII, p. 22-23 et *Actes Soc. linn. Bordeaux*, XLIII, p. 310-11, pl. VI).
- 1890-92. HALLEZ (P.). — Catalogue des Turbellariés du Nord de la France et de la côte boulonnaise (*Rev. biol. N. de la France*, II, IV et V. Egalement 2^e éd., Lille, 1894).
1909. JOUBIN (L.). — Etudes sur les gisements de Mollusques comestibles des côtes de France. La côte de Tréguier à Paimpol ; l'île de Bréhat (*Bull. Inst. Océanogr.*, n° 139, 15 p., 1 carte).
1877. LACAZE-DUTHIERS (H. de). — Histoire des Ascidies simples des côtes de France. Molgulidés (*Arch. zool. Expérim.*, VI, p. 457-673, pl. XIV-XXVII).
1892. LACAZE-DUTHIERS et Y. DELAGE. — Faune des Cynthiadiées de Roscoff (*Mém. Acad. Sciences Paris*, 319 p., 20 pl.).
1919. LAPICQUE (L.). — Les Algues marines et leur utilisation rationnelle (*Bull. Direction rech. scient. et indust.*, n° 2, p. 99-108).
1912. NAFILYAN (Z.-G.). — Matériaux pour la faune des Actinies des côtes de France. Les Actinies de Roscoff (*Mém. Soc. zoolog. France*, XXV, p. 5-44).
1844. QUATREFAGES (A. de). — Sur les Gastéropodes Phlébentérés, ordre nouveau de la classe des Gastéropodes (*Ann. Sc. natur., zool.*, (3), I, p. 129-79, pl. III-VI).
1844. QUATREFAGES (A. de). — Souvenirs d'un naturaliste, Paris, 2 vol. in-16.
1919. PRENANT (M.). — Recherches sur les rhabdites des Turbellariés (*Arch. Zool. expérim.* LVIII, p. 219-20, pl. IX).
1897. PRUVOT (G.). — Essai sur les fonds et la faune de la Manche occidentale comparés à ceux du golfe du Lion (*Ibid.* (3), V, p. 511-617, pl. XXI-XXVI).
1908. SAUVAGEAU (G.). — Sur deux *Fucus* récoltés à Arcachon (*Trav. Labor. Stat. biol. Arcachon*, XI, p. 63-224).
1918. SAUVAGEAU (G.). — Sur la dissémination et la naturalisation de quelques Algues marines (*Bull. Inst. Océanogr.* n° 342).
1913. VAYSSIÈRE (A.). — Mollusques de la France et des régions voisines, I (Paris, O. Doin, 1 vol. in-16).

A. VANDEL

NOTES BIOLOGIQUES

SUR LES PLANAIRES

DES ENVIRONS DE MONTPELLIER

Au début du siècle dernier, un conchyologiste de mérite, DRAPARNAUD, signalait aux environs de Montpellier une Planaire fort remarquable par son mode de division spontané. Quelques années plus tard, un autre naturaliste de Montpellier, DUGÈS, auteur de plusieurs études anatomiques de grande valeur, faisait paraître deux mémoires sur le groupe des Planariées, encore fort mal connu à l'époque. Non seulement il rendait compte, dans ces travaux, d'observations fort remarquables sur l'anatomie et la physiologie de ces animaux, mais encore il décrivait un grand nombre d'espèces nouvelles pour la science. Depuis lors, les Planaires de cette région n'avaient plus attiré l'attention d'aucun zoologiste et quelques-unes de ces formes, fort intéressantes au point de vue biologique, n'étaient guère connues que par les travaux de ces anciens auteurs. On avait, il est vrai, cru retrouver, en plusieurs points d'Europe ces diverses espèces, mais les types de Montpellier ayant été souvent décrits de façon très sommaire l'identification restait douteuse. C'est ce qui m'a engagé à entreprendre une excursion dans cette région. J'ai pu récolter, malgré la courte durée de mon séjour, les principales formes signalées par DRAPARNAUD et DUGÈS ⁽¹⁾.

(1) Je tiens à remercier MM. PICARD, GRASSÉ et KÜHNHOLTZ, grâce auxquels j'ai pu circuler à travers toute la région dans les meilleures conditions; ils m'ont fourni, d'autre part, toute une série de renseignements qui m'ont été des plus utiles.

PLANARIA SUBTENTACULATA Draparnaud

Répartition géographique. — Cette intéressante espèce a été décrite par DRAPARNAUD dans son *Tableau des Mollusques terrestres et fluviatiles de la France*, paru en 1801 (note, p. 100). Pour lui en effet, « les Planaires forment la nuance intermédiaire entre les Vers proprement dits et les Mollusques », et c'est ce qui explique qu'il signale cette forme dans un ouvrage de pure conchyliologie. Il donne la description de cette espèce et note son grand pouvoir de régénération ainsi que sa multiplication par division spontanée (c'est la première mention qui, à ma connaissance, ait été faite de ce mode de reproduction chez les Tricladés). DUGÈS donne à nouveau la description de cette Planaire (1828, p. 144) et de son mode de reproduction scissipare (p. 169). Depuis lors cette forme ne semble avoir été retrouvée que dans une seule station. Il s'agit d'un torrent près de Rapallo, en Ligurie, où elle a été rencontrée par BORELLI (1893), puis par L. LOBETTI-BODONI qui a fait récemment (1918) de cette espèce une étude détaillée. On a signalé, en divers points de l'Europe Centrale, de prétendues *Pl. subtentaculata*, mais ces déterminations ont été reconnues par la suite comme étant généralement erronées. DES MOULINS (1830) trouve aux environs de Bordeaux une Planaire qu'il assimile à la *Pl. subtentaculata* de DRAPARNAUD, mais sa description, assez confuse d'ailleurs, se rapporte plutôt, semble-t-il, à *Pl. gonocephala*. SEKERA (1888), puis VEJDovsky (1890) la mentionnent de Bohême, mais ce dernier auteur reconnaît quelques années plus tard (1893) qu'il s'agit en réalité de *Pl. alpina*. ZSCHOKKE (1890, 1891) signale dans les montagnes du Rhätikon (Suisse) une *Pl. subtentaculata*, mais, comme l'a rétabli STEINMANN (1911, p. 231), et comme M. le Professeur ZSCHOKKE a bien voulu me le confirmer dans une lettre personnelle, là encore il y a eu confusion avec *Pl. alpina*. Enfin ZACHARIAS (1886) décrit une *Pl. subtentaculata*, trouvée par lui près d'Hirschberg en Silésie ; cette Planaire se reproduirait par scission, mais la régénération des organes du second individu commencerait avant la séparation des deux zoïdes, suivant le mode existant chez les Rhabdocœles (et chez quelques Tricladés exotiques : *Pl. fissipara* Kennel, de

la Trinidad; *Pl. paramensis* Fuhrmann, de Colombie). Cette espèce qui n'a jamais été revue depuis lors, et cela dans un pays où les recherches limnologiques ont été poursuivies de façon très active, ne doit être, je pense, maintenue qu'avec

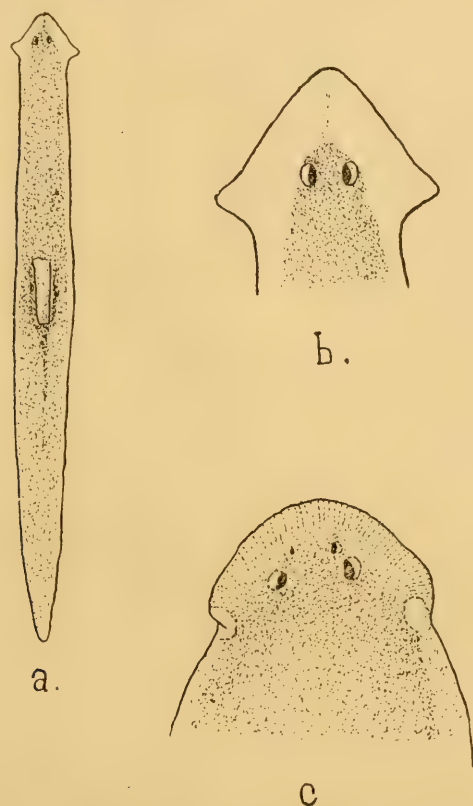


Fig. 1. — *Planaria subtentaculata*. — a. L'animal entier; b, tête de l'animal vivant; c, tête d'un individu fixé, montrant les organes sensitifs auriculaires.

doute ⁽¹⁾; en tous cas les particularités très spéciales de sa reproduction la séparerait nettement de la *Pl. subtentaculata* de Montpellier et de Rapallo, dont le mode de scission est tout autre. C'est l'opinion déjà formulée par L. LOBETTI-BODONI dans son travail sur les Planaires de Rapallo, opinion à laquelle je ne peux

⁽¹⁾ STEINMANN (1916) pense que ZACHARIAS a peut-être pris pour le prétendu pharynx du deuxième zoïde, le pénis d'un individu sexué de *Pl. gonocephala*.

que souscrire après l'examen des individus de Montpellier.

La *Pl. subtentaculata* typique n'est donc connue que du Languedoc et le Ligurie. Il est probable qu'elle se rencontre, en outre, en quelques points des régions réunissant ces deux pays, mais, elle n'y a pas été recherchée jusqu'ici. En tous cas, comme l'a déjà mentionné Duges (1830, p. 82), cette espèce semble spéciale à la zone méditerranéenne; c'est ce que confirment d'ailleurs plusieurs particularités biologiques sur lesquelles je reviendrai plus loin.

Description et Anatomie. — J'ai pu retrouver *Pl. subtentaculata* aux environs de Montpellier dans une source près de « la Paillade », ainsi que dans un petit suintement situé un peu plus au nord, sur la rive droite de la Mosson. Dans les deux cas, elle n'était accompagnée d'aucune autre espèce de Planaire. L'animal est fort allongé et devient presque filiforme quand il rampe (fig. 1 a); la taille est fort variable, les grands individus mesurent 20 mm. de long sur 2 de large. La couleur varie du brun au jaune assez clair; la face ventrale est blanchâtre. Chez les Planaires qui ne se sont pas coupées depuis longtemps, le pharynx, par suite de l'accroissement de la région post-buccale, est situé dans la partie antérieure du corps, chez les individus récemment divisés, il est au contraire placé tout à fait en arrière. La tête est triangulaire (fig. 1 b) et présente deux auricules qui, chez l'animal en reptation, sont fortement saillants et souvent relevés perpendiculairement à la surface du corps. Dans la région postérieure des auricules se trouvent deux plaques sensibles, reconnaissables en ce qu'elles sont dépourvues de pigment (fig. 1 c); elles sont ovales ou légèrement en forme de croissant. Cette Planaire possède normalement deux yeux situés sur le bord interne d'une zone dépigmentée; mais le nombre des yeux, comme chez plusieurs autres espèces, est un peu variable, et il n'est pas rare de trouver une ou deux taches oculaires supplémentaires (fig. 1 c). Le tube digestif présente 10 à 12 paires de ramifications principales sur le tronc antérieur et une vingtaine sur chaque tronc postérieur⁽¹⁾.

(¹) L. LOBETTI-BODONI (1918) indique, chez les Planaires de Rapallo, 18 à 20 ramifications sur la branche antérieure, et 46 à 49 sur la branche postérieure, mais l'auteur a compté les ramifications secondaires, tandis que suivant l'usage généralement adopté, j'ai donné le nombre de ramifications primaires.

Reproduction scissipare. — Mes observations sur les phénomènes de scission chez cette espèce sont encore peu nombreuses ; j'ai pu cependant établir quelques points avec certitude : la scission est, comme chez *Pol. cornuta* et *Pl. alpina*, un processus très rapide, résultant de l'arrachement mécanique entre les deux parties antérieure et postérieure, réagissant indépendamment ; il n'y a aucune formation d'organes précédant la scission ; le plan de division passe généralement en arrière de la bouche. Je reviendrai d'ailleurs avec plus de détail sur tous ces phénomènes dans un autre travail. Cependant quelques données ayant trait au rapport entre la température et la scission intéressent directement cette étude ; alors que pour les *Pol. cornuta* des environs de Paris, que j'ai soigneusement étudiés, le minimum auquel se produit la division est de 8° et l'optimum de 15°, les quelques chiffres que j'ai pu établir pour *Pl. subtentaculata* sont bien différents ; l'animal ne semble pas se couper au-dessous de 14° ; les divisions sont au contraire très fréquentes à 18-19°. Si cette espèce vivait dans les sources de la région parisienne dont la température moyenne est de 9 à 13°, elle ne pourrait donc pas s'y reproduire ; ce qui confirme ce que j'ai dit plus haut sur l'habitat méditerranéen de cette Planaire.

Conditions et genèse de l'état asexué. — Les organes génitaux font défaut, même chez les gros individus. Sur coupes, je n'ai rencontré aucune trace d'éléments sexuels différenciés, mais j'ai remarqué le long de la ligne médiane ventrale, en avant et en arrière du pharynx, des amas allongés de grosses cellules arrondies, à noyaux volumineux et à protoplasme très réduit. Quelle est la signification de ces groupes de cellules ? Représentent-ils simplement des dépôts de cellules de régénération plus abondantes au niveau où se produit habituellement la scission et analogues à ceux que signale CURTIS (1902, p. 534) chez *Pl. maculata* ; ou sont-ils l'homologue des cordons qui, chez les autres Planaires, donnent naissance aux gonades ? Je ne sais, n'ayant pas encore abordé l'étude histologique détaillée de cette Planaire. En tous cas on n'a jamais vu de façon certaine les individus sexués de cette espèce. DRAPARNAUD dit que « cette Planaire est ovipare au printemps, et gemmipare en été » mais, étant données les connaissances encore assez rudi-

mentaires que l'on possédait à cette époque sur ce groupe d'animaux, il se pourrait que l'auteur ait confondu la *Pl. subtentaculata* avec une autre espèce, la *gonocephala*, par exemple. Les individus que j'ai récoltés au printemps étaient tous asexués. DREËS (1828, p. 169) « n'a jamais pu observer aucune apparence des organes génitaux, ni de leur orifice extérieur » ; il suppose cependant que certains petits individus trouvés en automne devaient provenir d'œufs. A Rapallo, ni BORELLI, ni LÖBETTI-BODONI n'ont trouvé d'individus sexués. Il semble donc que cette espèce soit normalement asexuée. Cette condition apparaît, d'ailleurs, comme étant assez générale dans le groupe des Planaires qui se reproduisent par scission. Je crois qu'on peut en fournir l'explication suivante : la régénération des glandes génitales est possible chez les Planaires (VANDEL, 1921 *b*), mais elle s'effectue cependant difficilement et elle se produit beaucoup plus lentement que le développement des gonades chez les individus produits par voie sexuée. Chez les formes où est apparue la reproduction scissipare, la régénération des gonades dans les fragments postérieurs devient ainsi difficile et, même chez quelques espèces, ne se produit plus que dans des cas exceptionnels. La régénération des glandes génitales se fait encore aisément chez *Pol. cornuta* ; elle est plus difficile chez *Pl. alpina* ; certains individus de cette dernière espèce, produits par voie asexuée, atteignent parfois une grande taille (jusqu'à 16 mm.) sans présenter traces d'éléments sexuels différenciés ; ces exemplaires constituent une race purement asexuée, comparable biologiquement à *Pl. subtentaculata*. Enfin chez *Pl. vittata* cette régénération paraît très difficile (voir ci-dessous) et chez *Pl. subtentaculata* elle semble devenue tout à fait impossible. Les Planaires de l'Amérique septentrionale (les seules qui, en dehors d'Europe, aient été étudiées suffisamment au point de vue biologique), offrent des exemples analogues. *Pl. maculata*, l'une des espèces les plus répandues aux États-Unis, est représentée par plusieurs variétés (ou espèces ?) dont les unes présentent une alternance de générations sexuées et asexuées (CURTIS, 1902), tandis que d'autres paraissent exclusivement asexuées (HYMAN, 1920). *Pl. dorotocephala*, forme de sources et de ruisseaux, est toujours asexuée dans la nature ; cependant CUILD (1915, p. 123) a pu obtenir au

laboratoire quelques animaux sexués; *Pl. velata*, espèce de mares temporaires, est aussi toujours asexuée et CHILB (1915, p. 131) a vu seulement quelques individus avec des ovaires et des testicules, mais sans appareils copulateurs. Le cas des Planaires scissipares, dont on retrouve d'ailleurs l'analogue chez beaucoup d'animaux à reproduction asexuée, ne saurait mieux se comparer qu'à celui de certaines plantes cultivées depuis longtemps par bouture et qui ont perdu la propriété de former des graines (ou au moins des graines fertiles); telles sont, par exemple, la Canne à sucre (de VILLÈLE et BORDAGE, 1897, p. 3 et 12), le Bananier, l'Ananas, la Patate (*Ipomœa Batatas*), etc.

Affinités. — Une dernière question se pose enfin à propos de *Pl. subtentaculata*. Représente-t-elle une forme autonome, ou simplement une variété scissipare d'une espèce normalement sexuée? On l'a généralement rapprochée de *Pl. gonocephala* qui présente la même allure générale et se rencontre d'ailleurs dans les mêmes régions (DUGÈS, 1830, p. 83). Je me suis livré, pour tâcher de résoudre la question, à un minutieux travail de comparaison entre les *Pl. subtentaculata* de Montpellier et des *Pl. gonocephala* provenant des environs de Paris (Chaville). *Pl. subtentaculata* se reconnaît facilement, au premier abord, à ce qu'elle est très mince, filiforme (rapport de la largeur à la longueur : 1 à 10), alors que la *gonocephala* est beaucoup plus trapue (rap. larg. long. : 1 à 5); de plus, chez la première espèce, la région post-buccale atteint souvent une longueur considérable. Mais ce sont là plutôt des particularités appartenant en commun à la plupart des Planaires asexuées que de véritables caractères spécifiques; ils résultent de l'absence de glandes génitales qui, à l'ordinaire, gonflent le corps et absorbent les matériaux de réserve au détriment de la croissance en longueur. La forme des organes sensitifs auriculaires, le nombre des branches digestives, est à peu près le même dans les deux cas ⁽¹⁾. La forme de la tête est cependant assez différente

(¹) DUGÈS indique que chez la *subtentaculata* les ramifications gastriques sont infiniment plus fines et plus nombreuses que chez la *gonocephala* (1830, p. 84), et que dans la première espèce, le pharynx est extrêmement long, et « ne peut rentrer dans la poche destinée à le contenir sans se replier en zigzag » (1828, p. 153). Je n'ai pas observé nettement ces deux caractères; le plus grand nombre de branches intestinales observé chez la *Pl. subtentaculata* tient peut-être à la dimension, souvent considérable, de la région post-buccale.

dans les deux espèces. Chez *Pl. gonocephala*, l'extrémité antérieure est pointue ; elle est plus arrondie chez *subtentaculata* ; les auricules, dirigés en arrière, dessinent à peu près un triangle rectangle chez la première espèce ; dans la seconde ils affectent au contraire la forme d'un triangle équilatéral. Quoique la forme de la tête ne permette guère à elle seule de caractériser une espèce (d'autant plus qu'un très grand nombre de Planaires d'eau douce possèdent une tête triangulaire pourvue de deux auricules latéraux) on doit cependant considérer, je pense, à l'exemple de DUGÈS, *Pl. subtentaculata* et *Pl. gonocephala*, comme deux espèces distinctes. On pourrait aussi, vu son habitat méditerranéen, rapprocher *Pl. subtentaculata* d'une espèce de la Méditerranée orientale, *Pl. sagitta* [des îles Ioniennes (Corfou et Céphalonie) (O. SCHMIDT, 1861) et aussi du Péloponnèse, à Patras (WILHELM, 1908)] fort voisine d'ailleurs, comme l'a déjà fait remarquer HALLEZ (1892, p. 438) de *Pl. gonocephala*. Enfin, par la forme de la tête, le manque d'organes génitaux et l'existence d'une reproduction scissipare, *Pl. subtentaculata* se rattache peut-être à certaines formes asiatiques décrites par WHITEHOUSE : *Pl. tiberiensis* (WHITEHOUSE, 1913 b), des environs du lac de Tibériade, et *Pl. aborensis* (WHITEHOUSE, 1913 a) de l'Abor, dans l'Himalaya Oriental. Mais tant que chez toutes ces formes, les organes génitaux qui seuls, chez les Planaires, peuvent fournir de bons caractères spécifiques demeureront inconnus, ces rapprochements resteront très superficiels.

PLANARIA VITTA Dugès

Cette espèce a été décrite par DUGÈS (1830, p. 82), mais malheureusement de façon très succincte. DUGÈS insiste surtout sur les caractères extérieurs qui permettent de la distinguer de *Dendrocaelum lacteum*, et il ne fait que mentionner très rapidement les particularités de l'organisation interne. Mais cette forme extérieure n'est pas absolument caractéristique de *Pl. vitta* (1) et en l'absence d'une bonne

(1) C'est ainsi que certaines Planaires nord-américaines, telles que *Pl. morgani* et *Pl. velata*, ont un aspect très analogue.

description des organes génitaux ⁽¹⁾, il était possible de confondre plusieurs espèces possédant un faciès semblable. C'est d'ailleurs ce qui est arrivé. La *Pl. villa*, ou soi-disant telle a été retrouvée en de nombreux points d'Europe dont j'ai donné la liste, à peu près complète, je crois, dans un précédent travail (VANDEL, 1920 *b*). Mais DE BEAUCHAMP (1920, p. 210), se fondant sur des considérations anatomiques, et moi-même (1920, p. 180) me basant sur diverses observations biologiques, étions arrivés à la conclusion que la prétendue *Pl. villa* de Bohême, étudiée par VEJDOVSKY, SEKERA et MRAZEK, était une espèce distincte de celle que l'on rencontre dans l'Europe occidentale. L'étude des individus sexués que j'ai pu trouver à Montpellier (v. ci-dessous) vient renforcer cette opinion et montrer qu'il y a bien là deux espèces jusqu'ici confondues par suite de la similitude de leur forme extérieure, de la rareté des individus pourvus d'organes génitaux et de l'existence dans les deux cas d'une reproduction asexuée.

Ethologie. — DUGÈS dit que cette Planaire « est excessivement commune au printemps, dans les ruisseaux d'eau vive des environs de Montpellier ». J'ai, en effet, constaté que cette espèce qui paraît ailleurs généralement fort rare, est abondante dans la région de Montpellier. Cependant je n'ai trouvé cet animal que dans les ruisseaux au nord-ouest de la ville, dans le Verdanson, le Rimassel, et tous les petits filets d'eau des environs de Grabels. Il n'est pas sans intérêt de remarquer que tous ces ruisseaux sont justement alimentés par une nappe aquifère unique (bassin de Grabels dont la couche imperméable est constituée par les marnes éocènes). Aux environs de Paris, *Pl. villa* ne se trouve guère, comme je l'ai montré ailleurs, qu'au printemps, lors des grandes eaux, dans des torrents plus ou moins temporaires; elle habite en temps normal les nappes souterraines. J'ai été très frappé de rencontrer dans le bassin de Grabels des conditions tout à fait analogues. Tous les ruisseaux mentionnés ci-dessus sont des ruisseaux inconstants, à sec en été ou du moins réduits à quelques flaques d'eau stagnante. Ils renferment une faune caractéristique d'eaux temporaires, constituée principalement par des larves d'Insectes

(1) DUGÈS signale seulement qu'ils diffèrent de ceux de la *lactée* et ressemblent à ceux de la *Pl. brune* (= *Pl. polychroa*; v. ci-dessous).

(*Nemura*, *Simulium*, *Dixa*, etc.) ; on y rencontre aussi deux Turbellariés de mares ou d'eaux peu courantes : *Polycelis nigra* et *Mesostomum lingua*. Ces ruisselets sont bien différents, comme faciès et comme milieux biologiques, des sources constan-

tes à *Pol. cornuta*, que nous étudierons plus loin. Ces observations montrent qu'à Montpellier comme dans la région parisienne les *Pl. vitta* ne vivent pas normalement dans ces ruisseaux, mais dans la nappe aquifère qui les alimente. C'est seulement au printemps ou après les grandes pluies, qu'entraînées par le courant, elles apparaissent en assez grand nombre dans les eaux de surface. L'observation biologique suivante vient encore appuyer cette manière de voir : j'avais essayé d'alimenter *Pl. vitta* avec des *Gammarus* ; ces Crevettes constituent, en effet, la nourriture de choix des Planaires de ruisseaux. J'ai toujours échoué avec ce procédé ; c'est alors que suivant l'exemple de SEKERA (1906), j'ai servi à mes animaux de petits Oligochètes (Tubificidés, principalement) ; j'ai constaté que les Planaires se jetaient dessus avec avidité et qu'au bout de quelques heures, leur tube digestif, gonflé de nourriture, présentait une belle coloration rouge. Or ces Oligochètes, rares dans les ruisseaux pierreux et à courant vif sont au contraire abondants dans les nappes phréatiques où doivent vivre normalement les *Pl. vitta*.



Fig. 2.
Planaria vitta.

Description des individus asexués. — La plupart des individus que j'ai récoltés à Montpellier sont asexués ; ils sont tout à fait semblables à ceux que j'avais trouvés précédemment aux environs de Paris. Ces Planaires sont extrêmement allongées et tout à fait filiformes (fig. 2) ; elles mesurent 10 à 12 mm. de long sur 1 à 1,5 de large ; la couleur est blanc de lait mais elle peut devenir grise, rose ou jaunâtre, quand l'intestin est rempli de nourriture. La tête est arrondie (fig. 3)

et ne présente pas la pointe saillante que figure DUGÈS dans son croquis (Pl. 2, fig. 19). Les yeux petits et rapprochés l'un de l'autre sont situés au niveau des dernières ramifications digestives. Le tronc antérieur du tube digestif porte de 10 à 12 paires de ramifications primaires, tandis que les troncs postérieurs donnent naissance, sur leur face externe, à 20-25 branches latérales. Le pharynx présente dans sa paroi interne des couches musculaires longitudinales et circulaires bien distinctes, ce qui permet, comme l'a déjà fait remarquer ENSLIN (1906), de classer ces animaux, quoique asexués, dans le genre *Planaria* et non parmi les *Dendrocoelum*.

Description de l'appareil génital. — Mais, outre ces individus asexués, j'ai eu la bonne fortune de récolter dans le Rimassol deux animaux complètement sexués (le 30 mars 1921). Jusqu'ici la région de Montpellier est donc la seule où aient été signalés (par DUGÈS et par moi) des individus sexués de *Pl. vitta* ⁽¹⁾; partout ailleurs on n'a trouvé que des animaux dépourvus de glandes génitales. Ce cas rappelle l'exemple classique du *Ctenodrilus serratus* qui, quoique répandu sur toutes les côtes de l'Europe Occidentale, n'a été rencontré à l'état sexué qu'une seule fois et en un seul point, près de Naples (MONTICELLI, 1906). La rareté d'individus sexués de *Pl. vitta* est, semble-t-il, comme pour *Pl. subtentaculata*, une conséquence de la reproduction asexuée.

Les glandes génitales des deux individus sexués récoltés près de Montpellier offrent une répartition remarquable. Les ovaires, composés d'un petit nombre d'éléments, sont, comme à l'ordinaire, situés dans la région antérieure du corps, et occupent l'espace compris entre le deuxième et le troisième diverticule intestinal. Mais les testicules et les vitellogènes, quoique fort bien développés, au lieu d'être distribués principalement dans la moitié antérieure du corps, comme chez les autres Planaires,

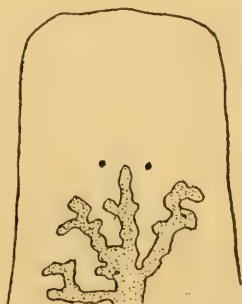


Fig. 3.
Tête de *Pl. vitta*.

⁽¹⁾ Je ne tiens pas compte des découvertes de Bohême qui se rapportent à une espèce différente.

sont, dans les deux animaux que j'ai pu étudier, strictement cantonnés dans la région postérieure; les vitellogènes remontent tout au plus jusqu'à la base du pharynx. Cette particularité, si tant est qu'elle est constante, permettrait de caractériser d'emblée cette espèce, même si les individus étaient incomplètement sexués.

J'ai représenté dans la figure 4 une coupe longitudinale semi-schématique de l'appareil copulateur. L'atrium génital (*ag*) est simple; il est tapissé par un épithélium formé de hautes cellules fortement ciliées et entouré de deux couches musculaires (circulaire et longitudinale) très développées (*ma*); l'utérus (*u*) est, comme à l'ordinaire, bordé de grandes cellules en mas-

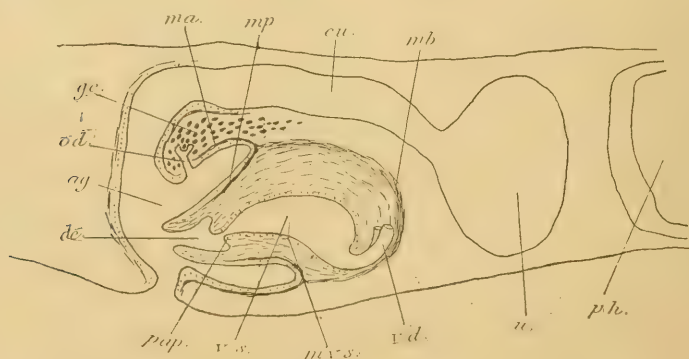


Fig. 4. — Coupe longitudinale semi-schématique de l'appareil copulateur de *Pl. vitta*. Pour l'explication des lettres, voir le texte.

sue et remplies de vacuoles; le canal utérin (*cu*) est large, et son épithélium très épais est constitué par de grosses cellules cubiques, très fortement ciliées. Sa double musculature, longitudinale et circulaire, est surtout développée du côté de l'atrium. Les oviductes se réunissent en un canal commun fort court (*od*) qui vient s'ouvrir dans l'atrium génital non loin du point d'abouchement du canal utérin; les oviductes sont entourés de très nombreuses glandes érythrophiles (glandes coquillères, *ge*). L'ensemble du pénis (papille et bulbe) est court et ramassé; le bulbe pénien assez peu musculéux est bordé extérieurement par quelques faisceaux plus forts (*mb*). La base du pénis est occupée par une vésicule séminale (*vs*), piriforme, dans laquelle débouchent en se recourbant fortement les deux canaux défé-

rents (*vd*). La vésicule séminale est bordée de hautes cellules limitées elles-mêmes par une couche de muscles circulaires (*ms*); elle débouche dans le *ductus ejaculatorius* (*de*), qui est fort court, par une papille (*pap*) assez semblable à celle de *Pl. gonocephala*, mais moins allongée. La paroi externe du pénis est bordée par deux couches musculaires (longitudinale et circulaire, *mp*) qui disparaissent à l'extrémité distale, tandis que vers la base elles se continuent d'une part avec les muscles de la paroi de l'atrium génital (*ma*), d'autre part avec la couche d'enveloppe du bulbe pénien (*mb*).

L'appareil copulateur qui vient d'être décrit répond au type général des *Planaria*. Il est à coup sûr très différent de celui que figure VEJDovsky (in BÖHMIG, 1909) pour la *Pl. vitta* de Bohême, et qui, avec son pénis allongé, terminé par un flagelle (?), son organe musculo-glandulaire, rappelle bien plutôt un appareil de *Dendrocoelum* que celui d'une *Planaria*. M. le Professeur SEKERA m'écrit récemment qu'il a pu obtenir, dans les bassins de son laboratoire, quelques individus sexués de l'espèce bohémienne. J'espère qu'il en donnera prochainement une description qui permettra, le type de Montpellier étant maintenant suffisamment connu, d'établir une comparaison serrée entre ces deux formes et de conclure définitivement, soit à leur identité, soit au contraire à leur autonomie.

POLYCELIS CORNUTA Johnson = (**POL. FELINA** Dalyell).

Les organes musculo-glandulaires. — Cette espèce habite les ruisseaux frais de l'Europe moyenne, et semble répandue, en particulier, sur tout le territoire français ⁽¹⁾; elle se reconnaît facilement à plusieurs caractères très saillants; l'un des plus remarquables et dont on ne retrouve l'analogue chez aucune autre planaire d'eau douce est l'existence, en arrière de l'appareil copulateur d'une poche présentant un orifice spécial et renfermant un certain nombre d'organes en forme de poire ou de massue que l'on désigne sous le nom d'« organes

(1) Je donnerai dans un prochain travail la répartition générale de cette espèce en France.

musculo-glandulaires » (1). Ces organes, encore énigmatiques, sont ainsi nommés parce qu'ils sont constitués principalement par un peloton de puissantes fibres musculaires et par des glandes qui viennent déboucher à l'extrémité libre de la papille. Leur rôle est jusqu'ici complètement inconnu; j'ai seulement montré (VANDEL, 1920 a) qu'ils se comportent comme l'appareil copulateur et que leur développement est placé sous la dépendance des glandes génitales. Von GRAFF (1899, p. 182), et à sa suite BURR (1912, p. 37), pense que ces organes sont les représentants très modifiés des « organes à poison » que l'on trouve chez certains Acœles (*Convoluta convoluta*, *C. hipparchia*, *C. borealis*) et qui seraient venus s'adjoindre à l'appareil génital.

Quoi qu'il en soit, cette poche à organes musculo-glandulaires (2) existe de façon générale chez tous les *Pol. cornuta* de l'Europe moyenne. Seul DUGÈS (1830, p. 84), ignorant d'ailleurs les travaux de ses prédécesseurs, DALYELL et JOHNSON, décrivait et figurait une *Pl. viganensis* possédant en arrière de l'appareil copulateur deux poches à o. m. g. O. SCHMIDT (1860) trouvait près de Gratz une Planaire toute semblable et lui donnait (pour la seconde fois, JOHNSON ayant déjà employé le même qualificatif) le nom de *Pol. cornuta*; il n'osait cependant l'assimiler à la *Pl. viganensis* de DUGÈS, car la forme des environs de Gratz ne possédait qu'une seule à poche à o. m. g. Tous les auteurs suivants n'ont signalé qu'une seule poche, et HALLEZ (1892, p. 447) était d'avis « qu'en cette circonstance DUGÈS avait commis une erreur d'observation ». J'étais arrivé moi-même à une semblable conclusion, quoiqu'il me parut cependant difficile d'admettre qu'un aussi bon observateur que DUGÈS se fut trompé à ce point. Aussi quel ne fut pas mon étonnement

(1) VOIGT (1896, p. 416) leur donne le nom d'organes « adénodactyles ». Von GRAFF (1899, p. 179) a distingué dans un genre de Planaires terrestres (*Artioposthia*) des organes assez compliqués auxquels il a donné, suivant leur forme, le nom d'« adénodactyles » ou d'« adénochires ». Ces organes se rattachent certainement aux organes musculo-glandulaires des Paludicoles, mais comme, néanmoins, il s'agit là de formations assez spéciales, il me semble préférable de réserver les termes d'adénodactyles et d'adénochires au cas particulier d'*Artioposthia* et de conserver l'appellation générale d'organes musculo-glandulaires pour les appareils des Planaires d'eau douce, désignation un peu vague, mais qui correspond bien aux connaissances que nous avons actuellement de ces productions. Une opinion analogue a été émise par A. WEISS (1910, p. 595).

(2) Je désignerai dorénavant ces organes par l'abréviation : « o. m. g. ».

quand, aux environs de Montpellier, je constatai que tous les *Pol. cornuta* possédaient justement deux poches à o. m. g. La description de DUGÈS n'était donc point erronée, mais elle se rapportait à une variété spéciale.

***Pol. cornuta viganensis*.** — J'ai trouvé aux environs de Montpellier deux stations de *Pol. cornuta*. L'une est la source du Lez et les ruisselets voisins; l'autre une région sourceière située dans la garrigue de « la Paillade », sur la rive droite de la Mosson. Ces sources sont permanentes et avaient, lors de mon passage (30, 31 mars 1921), une température de 15° environ ⁽¹⁾. Elles hébergent une faune d'un cachet tout méridional : une petite Bythinelle, spéciale à nos départements du Midi : *Belgrandia gibba* Drap.; un Gammarus, *G. Veneris* Heller ⁽²⁾, propre à la région méditerranéenne : Italie, Sicile, Syrie, Tunisie, Algérie, etc.

Je propose de donner à cette forme de *Pol. cornuta* le nom de *viganensis*, utilisant ainsi pour désigner cette variété le nom spécifique créé par DUGÈS. Elle se caractérise, d'abord, par la présence de deux poches à o. m. g. (fig. 5 I), et ensuite, par le nombre des organes contenus dans chacune de ces poches. Les nombreux individus que j'ai récoltés un peu partout en France, et qui se rapportent à la forme normale à une seule poche, ne présentent d'une façon très constante que deux o. m. g. (fig. 5 II), et c'est là probablement un caractère général pour les animaux de l'Europe moyenne ⁽³⁾; par contre pour *Pol. cornuta viganensis*, ce nombre varie entre 3 et 6 (généralement 3 ou 4) pour chaque poche. Il y a donc ici non seulement multiplication des poches elles-mêmes, mais encore des organes renfermés à leur intérieur. Ces caractères sont certainement héréditaires, car ils existent de façon constante chez tous les individus de la région de Montpellier (et du Vigan, d'après DUGÈS). Je n'ai pu encore m'en assurer expérimentale-

(1) Cette observation montre combien est inexacte l'hypothèse de VOIGT (1894, 1900) qui veut faire de cet animal un reliquat glaciaire et qui attribue la disparition des individus sexués au réchauffement du climat ayant suivi le retrait des glaciers. Les Planaires des sources de Montpellier, dont l'eau est pourtant relativement chaude, sont parfaitement sexuées. Par contre, cette espèce manque en Scandinavie et paraît très rare dans les Hautes-Alpes.

(2) Détermination de M. Chevreux, que je remercie de sa grande obligeance.

(3) O. SCHMIDT (1860) n'a vu aussi que deux papilles; VOIGT (1896, p. 116) signale 4 à 5 papilles, mais les observations de cet auteur laissant assez souvent à désirer, il serait nécessaire de vérifier ses assertions sur ce point.

ment ; j'ai seulement entrepris quelques expériences de régénération ; des animaux bien sexués sont sectionnés en arrière de la bouche et les parties antérieures sont mises en observation ; on constate qu'au bout de six semaines environ l'appareil copulateur et les deux poches à o. m. g. se reforment avec tous leurs caractères. J'avais d'abord pensé à rapprocher cette multiplication des o. m. g., de la polypharyngie que présente *Pl. alpina*, à

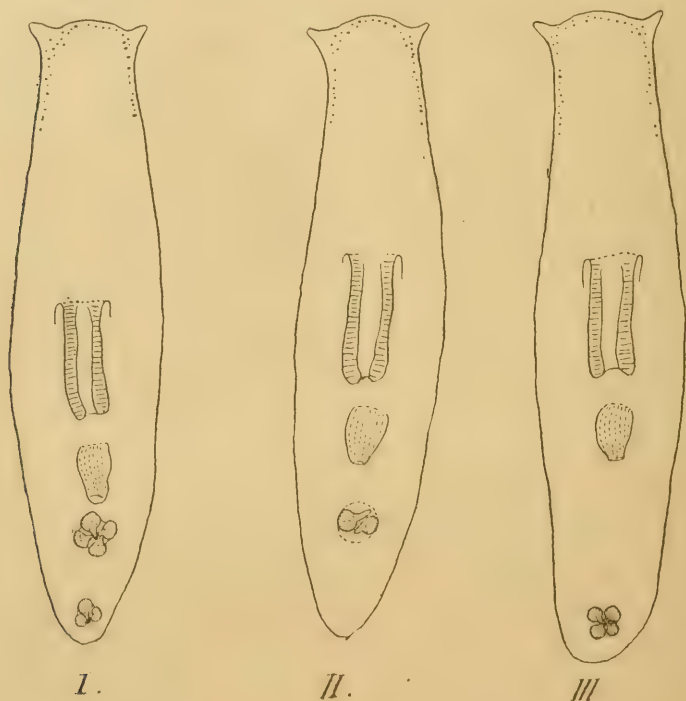


Fig. 5. — I. *Pol. cornuta viganensis*, de Montpellier. — II. *Pol. cornuta*, forme normale des environs de Paris. — III. *Pol. cornuta Borellii*, de Vernet.

la limite méridionale de son aire de répartition. Mais des recherches ultérieures, loin d'étayer cette comparaison, m'ont suggéré une interprétation toute différente ; et voici comment. J'avais essayé de me rendre compte de la distribution de cette var. *viganensis* et de préciser les limites de son aire de répartition ; représente-t-elle une forme strictement locale, ou bien au contraire est-elle répandue dans toute la zone méditerranéenne ?

Question à laquelle il est actuellement impossible de répondre, car la faune d'eau douce du Midi de la France (et la faune turbellarienne, en particulier) est encore à peu près complètement inconnue. Le seul travail ayant trait aux Planaires d'eau douce de cette région est celui de BORELLI (1905) qui nous a fait connaître l'existence de *Pl. alpina* et de *Pol. cornuta* dans les Pyrénées. Très aimablement, M. le Professeur BORELLI a bien voulu me confier les exemplaires de *Pol. cornuta* qu'il avait récoltés au cours de son voyage, et, si l'étude de ce riche matériel ne m'a pas fourni de données nouvelles sur la distribution de la var. *viganensis*, il m'a permis, par contre, de comprendre la véritable signification de cette variété, et m'a révélé des faits extrêmement intéressants sur les races pyrénéennes de *Pol. cornuta*. L'examen de ces échantillons m'a amené à considérer la forme de Montpellier, non comme une forme dérivée, mais bien plutôt comme la souche primitive qui aurait donné naissance aux diverses variétés des Pyrénées. Mais avant de passer à l'examen de ces races, je voudrais rapidement mentionner une observation dont je n'avais pas autrefois compris la portée, mais qui vient singulièrement éclairer les considérations présentes. Dans une culture de *Pol. cornuta* sortis de cocons recueillis près de St-Rémi-les-Chevreuse (Seine-et-Oise), j'ai observé deux individus présentant deux poches à o. m. g. ; l'un de ces animaux ne fut malheureusement pas étudié avec soin et je n'ai pas gardé de notes précises à son sujet ; quant à l'autre Planaire, elle a été fixée et débitée en coupes sériees ; elle possédait, en arrière de la poche à o. m. g. normale, une autre poche s'ouvrant par un orifice spécial, mais dépourvue de papilles m. g. Je crois pouvoir maintenant interpréter cette formation, dont la signification m'avait échappé autrefois, comme l'indication d'un retour atavique vers la forme primitive à deux poches à o. m. g.

Les variétés pyrénéennes de *Pol. cornuta*. — Passons maintenant à la description des formes pyrénéennes de *Pol. cornuta* récoltées par BORELLI ; elles présentent, au point de vue de la répartition des o. m. g., des particularités tout à fait remarquables. Les échantillons trouvés dans la haute vallée du Tech (près d'Arles-sur-Tech), sur le flanc sud du Canigou, correspondent à peu près au type normal, c'est-à-dire que la poche à o. m. g.

est unique et située en arrière de l'appareil copulateur. Cependant le nombre des papilles m. g. au lieu d'être de deux, comme chez les individus de l'Europe moyenne, s'est montré régulièrement de quatre chez les animaux que j'ai examinés ; ce caractère les rapproche de la var. *viganensis* ; mais nos connaissances sur la variabilité des o. m. g. sont encore trop rudimentaires pour que j'ose faire de cette forme une variété spéciale.

A Vernet, sur le versant nord du Canigou, dans un affluent du Têt ⁽¹⁾, se rencontre une autre variété que l'on reconnaît immédiatement à l'emplacement de la poche à o. m. g., située tout à fait à l'extrémité postérieure du corps (fig. 5 III). Il n'y a pas là simplement, comme on pourrait le croire au premier abord, une grande variabilité dans la position de la poche à o. m. g., car l'on ne rencontre aucun intermédiaire entre cette forme et la précédente ; l'emplacement de la poche est rigoureusement déterminé dans chaque cas. Je considère ces variétés comme dérivant toutes deux de la forme primitive de Montpellier (var. *viganensis*) ; la première aurait conservé la poche à o. m. g. antérieure, la seconde la poche postérieure. Cette hypothèse me paraît la plus rationnelle, quoiqu'il soit difficile d'en administrer la preuve rigoureuse, les deux poches ne se distinguant guère l'une de l'autre que par leur position. Je propose de donner à cette seconde variété le nom de *Borellii*, en souvenir du naturaliste qui l'a découverte. La même variété se retrouve plus loin, dans les Pyrénées Centrales, à Gavarnie. Chez cette forme, le nombre des o. m. g. est de 3 à 4, comme dans la var. *viganensis* ⁽²⁾.

Ainsi donc, tandis que les *Pol. cornuta* de l'Europe moyenne ne montrent pas de variations importantes, les formes du Languedoc, du Roussillon et des Pyrénées présentent un polymorphisme remarquable. Il est particulièrement intéressant de constater que les vallées, cependant toutes proches du Têt et du Tech, hébergent des variétés différentes. Ces quelques

(1) L'envoi de M. le Professeur BORELLI renferme aussi une collection d'individus provenant de Montlouis, dans la haute vallée du Têt ; malheureusement tous ces animaux sont asexués et n'ont pu servir dans cette étude.

(2) Il ne faudrait pas croire que le nombre des o. m. g. dépend de l'âge. Un magnifique individu provenant de Gavarnie qui, fixé, mesure 14 mm. et qui devait atteindre sur le vivant au moins 20 mm. de long, n'a que 3 o. m. g., alors que d'autres animaux beaucoup plus petits en possèdent 4.

observations, quoique encore fort peu nombreuses, rappellent les exemples classiques fournis par certaines espèces dont les variétés distinctes sont régulièrement réparties par vallées. Tel est le cas de beaucoup de Mollusques habitant les îles volcaniques du Pacifique : *Achatinella* des îles Sandwich (Gulick, 1903), *Partula* de Tahiti (Crampton, 1916) ; c'est le cas aussi de beaucoup de cavernicoles (et en particulier, dans les Pyrénées, des Silphides du genre *Speonomus*, étudiés par Jeannel (1911)). Il semble qu'il en soit de même pour les Planaires des Pyrénées et il serait intéressant de rechercher jusqu'à quel point les différentes variétés sont localisées par vallées ou par bassins fluviaux.

AUTRES ESPÈCES

En plus des trois espèces signalées ci-dessus j'ai encore trouvé aux environs de Montpellier les Planaires suivantes :

Pl. polychroa O. Schmidt, dans la source du Lez ; cette espèce doit correspondre, en partie tout au moins, à la *Planaire brune* (*Pl. fusca*) étudiée par DUGÈS. Quelques-uns de mes échantillons étaient abondamment parasités par une Grégarine, *Lankesteria planariae* (VANDEL, 1921 a).

Dendrocœlum lacteum Muller, et *Polycelis nigra* Ehrenb., en plusieurs endroits ; ces espèces banales et ubiquistes avaient été déjà signalées par DUGÈS.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1920. BEAUCHAMP (P. DE). — Turbellariés et Hirudinées (Première Série). — *Biospeologica*. — Arch. Zool. Experiment. XL.
1909. BÖHMIG. — Turbellaria, Tricladida. *Süsswasserfauna Deutschlands*. XIX.
1893. BORELLI. — Osservazioni sulla *Planaria alpina* (Dana) e catalogo dei Dendroceli d'acqua dolce trovati nell' Italia del Nord. *Bol. Mus. Zool. Anat. Comp. Univ. Torino*. VIII, n° 137.
1905. BORELLI. — Sulla presenza della *Planaria alpina* e della *Polycelis cornuta* nei Pirenei. *Ibid.* XX, n° 483.
1912. BURR. — Zur Fortpflanzungsgeschichte der Süsswassertricladien. — *Zool. Jahrb. Abt. System*. XXXV.
1915. CHILD. — Senescence and Rejuvenescence. Chicago.

1916. CRAMPTON (H.-E.). — Studies on the Variation, Distribution, and Evolution of the Genus *Partula*. The Species inhabiting Tahiti. — *Carnegie Institution of Washington, Publication* n° 228.
1902. CURTIS (W.-C.). — The Life History, the normal fission and the reproductive organs of *Planaria maculata*. — *Proceedings Boston Soc. Nat. Hist.* XXX.
1830. DES MOULINS (CHARLES). — Notice sur la ponte de la *Planaire lactée* Müll. *Ann. Soc. Lin. Bordeaux.* IV, n° 21.
1801. (an IX). — DRAPARNAUD. — Tableau des Mollusques terrestres et fluviales de la France. — Montpellier et Paris.
1828. DUGÈS. — Recherches sur l'organisation et les mœurs des Planariées. — *Ann. Sci. Nat.* XV.
1830. DUGÈS. — Aperçu de quelques observations nouvelles sur les Planaires et plusieurs genres voisins, *Ibid.* XXI.
1909. ENSLIN (E.). — Die Höhlenfauna des fränkischen Jura. — *Mitt. Kgl. Natur. Kabinett Stuttgart* n° 38.
1899. GRAFF (VON). — Monographie der Turbellarien. II. Tricladida terricola. Leipzig.
1905. GULICK (J.-T.). — Evolution, Racial and Habitudinal, Controlled by Segregation. *Carnegie Institution of Washington, Publication* n° 25.
- 1890-93. HALLEZ. — Catalogue des Turbellariés (Rhabdocœlides, Triclades et Polyclades) du Nord de la France et de la Côte Boulonnaise récoltés jusqu'à ce jour. — *Rev. Biol. Nord France.* II-V.
1920. HYMAN (L.-H.). — Physiological Studies on *Planaria*. IV. A Further Study of Oxygen Consumption during Starvation. — *Americ. Jour. Physiol.* LIII.
1911. JEANNEL. — Revision des *Bathysciinæ*. — *Biospeologica.* XIX. *Archiv. Zool. Exp.* 5. VII.
1918. LOBETTI-BODONI (LUISA). — Sulla *Planaria subtentaculata* Drap. e sulla sua divisione spontanea. — *Boll. Mus. Zool. Anat. Comp. Univers. Torino.* XXXIII, n° 728.
1918. LOBETTI-BODONI (LUISA). — Influenza della stagione, della temperatura, della nutrizione sulla moltiplicazione per scissione spontanea della *Planaria subtentaculata* Drap. *Ibid.* n° 729.
1906. MONTICELLI. — Sessualità e gestazione nella *Ctenodrilus serratus* O. Schmidt. *Atti. Congres. Natural. Ital. Milano.*
1860. SCHMIDT (OSCAR). — Die dendrocœlen Strudelwürmer aus den Umgebungen von Gratz. — *Zeit. wiss. Zool.* X.
1861. SCHMIDT (OSCAR). — Untersuchungen über Turbellarien von Corfu und Cephalonia. *Ibid.* XI.
1888. SEKERA. — Príspevky ku známostem o Turbellariích sladkovodních. — *Stezsb. Kgl. böhm. Ges. Wiss. Prag.* (Analyse en allemand de M. BRAUN, in *Archiv. f. Naturgesch.* LV).
1906. SEKERA. — Zur Teratologie der Planarien. — *Ibid.* XXXIV.
1911. STEINMANN (P.). — Revision der schweizerischen Tricladen. *Rev. Suisse. Zool.* XIX.
1916. STEINMANN (P.). — Autotomie, ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Teilung, Transplantation und Regeneration der Tricladida. — *Bronn's Klass. Ord. Turbellaria.* Leipzig.
- 1920 a. VANDEL. — Le développement de l'appareil copulateur des Planaires est sous la dépendance des glandes génitales. *C. R. Ac. Sc. Paris.* CLXX.

- 1920 *b.* VANDEL. — Sur la faune des sources. *Bull. Soc. Zool. France*. XLV.
- 1921 *a.* VANDEL. — *Lankesteria planariae*, Grégarine parasite des Planaires d'eau douce. *C. R. Soc. Biol. Paris*. LXXXIV.
- 1921 *b.* VANDEL. — La régénération des glandes génitales chez les Planaires. — *C. R. Ac. Sc. Paris*. CLXXII.
1890. VEJDOVSKY. — Note sur une nouvelle planaire terrestre (*Microplana humicola*) suivie d'une liste des Dendrocœles observés jusqu'à présent en Bohême. *Rev. Biol. Nord. France*. II.
1893. VEJDOVSKY. — Zur vergleichenden Anatomie der Turbellarien: VII. Zur Kenntnis der Dendrocœlen Böhmens. — *Zeit. wiss. Zool.* LX.
1897. VILLÈLE (A. DE) et BORDAGE (EDMOND). — Etude sur les Cannes à Sucre obtenues par semis. — *Revue agricole. St.-Denis de la Réunion*. XII.
1894. VOIGT. — *Planaria gonocephala* als Eindringling in das Verbreitungsgebiet von *Planaria alpina* und *Polycelis cornuta*. — *Zool. Jahrb. Abt. System*. VIII.
1896. VOIGT. — Die Einwanderung der Planariaden in unsere Gebirgsbäche. — *Verh. natur. Ver. preuss. Rhein. Westf. Osnabr.* LIII.
1900. VOIGT. — Einfluss der Temperatur auf die Fortpflanzungsverhältnisse bei einem Strudelwurm, *Polycelis cornuta*. — *Stzber. Niederhein. Gesell. Natur. Heilk.* Bonn.
1910. WEISS. — Beiträge zur Kenntnis der australischen Turbellarien. I. Tricladen *Zeit. wiss. Zool.* CXL.
- 1913 *a.* WHITEHOUSE. — Zoological Results of the Abor Expedition 1914-12. XXII. Freshwater Planaria. *Records of the Indian Museum*. VIII.
- 1913 *b.* WHITEHOUSE. — A Report on the Biology of the Lake of Tiberias. — The Planarians of the Lake of Tiberias. — *Journ. Proceed. Asiatic. Soc. Bengal*. IX.
1908. WILHELMI. — Sinnesorgane der Auriculargegend bei Süsswassertricladen. *Zool. Anz.* XXXIII.
1886. ZACHARIAS. — Ergebnisse einer zoologischen Exkursion in's Glatzer-, Iser-, und Riesengebirge. — *Zeit. wiss. Zool.* XLIII.
1890. ZSCHORKE. — Faunistische Untersuchungen an Gebirgsseen. — *Verh. naturf. Gesel.* Basel. IX.
1891. ZSCHORKE. — Die zweite zoologische Exkursion an die Seen des Rhätikon. *Ibid.*
-

D^r J.-G. de MAN
à IERSEKE (Hollande).

SUR QUELQUES ANOMALIES OBSERVÉES

CHEZ

DEUX ESPÈCES DU GENRE *PINNOTHERES* LATR. DE L'ARCHIPEL INDIEN

Avec la Planche VIII.

Au mois de juin 1920, M. le Professeur Ch. PÉREZ m'a envoyé deux Pinnothères, me priant de les déterminer. L'un d'entre eux avait été trouvé dans une *Arca*, récoltée à l'île Lombok, l'autre provenait également d'une espèce d'*Arca*, mais de l'île d'Amboine. Le Pinnothère de Lombok portait un Bopyrien sous-abdominal, le *Rhopalione Pelseneeri*, espèce signalée brièvement par M. PÉREZ (*Compt. rend. de l'Acad. des Sciences*, 1920, 1^{er} semestre; t. CLXX, n° 26, p. 1617), le spécimen d'Amboine hébergeait un Bopyrien branchial, décrit par lui sous le nom de *Onychocepon harpax* (*C. R. Acad. Sc.*, t. CLXXIII, 1921, p. 51).

Le bouclier céphalo-thoracique de l'exemplaire de Lombok est large de 6,5 mm. et long de 4,5 mm., sans l'abdomen ; sa face supérieure présente en son milieu une forte dépression dorsale, plus ou moins en forme d'X, et, immédiatement en arrière des angles antéro-latéraux, les bords latéraux sont enfoncés, de sorte que ces angles sont assez aigus. En ce qui concerne cette dépression dorsale, M. PÉREZ croit devoir l'imputer à ce que cet exemplaire a été un peu desséché, l'alcool du tube s'étant évaporé. Ce Pinnothère porte toutes les pattes, à l'exception de la patte antérieure du côté droit. Le Bopyrien branchial qu'hébergeait le Pinnothère d'Amboine, se trouvait du côté droit et a déterminé une bosse de la carapace : c'est pourquoi il m'est impossible d'indiquer exactement

la largeur du bouclier céphalo-thoracique ; il était probablement large de 3,3 mm. et long de 4,8 mm. Chez celui-ci toutes les pattes sont présentes.

Les caractères utilisés pour distinguer les espèces du genre *Pinnotheres* sont empruntés principalement à la forme des pattes-mâchoires externes, surtout à la manière d'insertion du dernier article, le dactylus, sur l'article précédent, ainsi qu'aux dimensions des pattes, notamment à la longueur et à la forme du dactylus des quatre pattes ambulatoires ; enfin à la forme du bouclier céphalo-thoracique. Ayant étudié les pattes-mâchoires externes sous le microscope, j'ai aussitôt constaté que les deux exemplaires appartenaient à deux espèces différentes. La patte-mâchoire externe de l'exemplaire de Lombok ressemblait suffisamment à celle du *Pinn. arcophilus* Bürger (O. BÜRGER, Ein Beitrag zur Kenntniss der Pinnotherinen, dans : *Zoolog. Jahrbücher, Abth. f. Syst.*, t. VIII, 1893, pl. 10, fig. 10) et, à l'exception de la patte gauche de la pénultième paire, les pattes thoraciques semblaient s'accorder avec celles de cette espèce. J'ai donc rapporté cet exemplaire au *Pinn. arcophilus* Bürger. De même l'exemplaire provenant d'Amboine fut déterminé comme étant le *Pinn. palaensis* Bürger, les pattes concordant très bien avec la description de M. BÜRGER, à l'exception de la patte gauche de la pénultième paire. Les pattes de la pénultième paire ont l'une et l'autre, chez les deux exemplaires, une forme et des dimensions différentes à droite et à gauche, et c'est la patte gauche qui est anormale : ce sont ces anomalies qui seront décrites dans les lignes suivantes.

Nous pouvons omettre la description des carapaces, parce qu'elles sont défigurées. Étudions les caractères des pattes-mâchoires externes d'une manière plus précise. Comme il a été dit déjà, la patte-mâchoire externe de l'exemplaire de Lombok s'accorde très bien avec la description et la figure du *Pinn. arcophilus* Bürger ; le dactylus styloforme (fig. 1,1 a) est inséré au bord interne du propodus, un peu plus près de son extrémité proximale que de son extrémité distale, de sorte qu'il s'étend le long du tiers médian du propodus ; celui-ci se rétrécit distinctement vers son extrémité distale obtuse. Selon M. BÜRGER la portion palmaire des pinces serait plus de deux fois aussi longue que les doigts ; chez le Pinnothère de Lombok

(fig. 2) elle n'est que 1,7 fois aussi longue, je dois cependant remarquer que dans la figure 10c de cet auteur la portion palmaire ne paraît pas si allongée ; près de l'articulation du doigt mobile la pince est légèrement plus haute que les doigts ne sont longs. A l'exception de la patte gauche anormale de la pénultième paire, les quatre pattes ont à peu près la même longueur. Les dactyles des 1^{re}, 2^e et 3^e paires augmentent graduellement un peu de longueur, comme on le voit aussi distinctement dans la figure citée 10c, de sorte que le dactyle de la 3^e ou pénultième paire (fig. 5) est environ une fois et demi aussi long que celui de la 1^{re} (fig. 3) ; leur forme devient aussi graduellement moins trapue, de sorte que le dactyle de la 3^e paire présente une forme distinctement plus svelte ; l'extrémité de ces dactyles est légèrement courbée en dedans. Le dactyle de la dernière paire (fig. 7) est le plus long et le plus svelte des quatre pattes, presque deux fois plus long que celui de la troisième et un peu plus de deux fois plus long que les dactyles des 1^{re} et 2^e paires ; l'extrémité de ce dactyle n'est que légèrement courbée en dedans, poilue et à peu près de la même longueur que le propodus. De la patte gauche de la pénultième paire (fig. 6) le mérus, le carpus et le propodus sont légèrement plus longs et un peu plus sveltes, mais *le dactyle est presque deux fois plus long et presque deux fois plus svelte que celui de la patte droite* : le dactyle est même un peu plus long et plus svelte que celui de la 4^e paire, poilu comme celui-ci, à peu près aussi long que le propodus et à extrémité légèrement courbée en dedans. Comme il a été remarqué ci-dessus, le Pinnothère de Lombok concorde dans ses autres caractères avec le *Pinn. arcophilus*, et, pour cette raison, la patte gauche doit être regardée comme une anomalie. Cependant, si nous supposions que cette patte gauche fût normale et la patte droite anormale, cet exemplaire devrait être rapporté au *Pinn. palaensis* Bürger, du moins quant aux pattes ; mais les pattes-mâchoires externes concordent avec celles du *Pinn. arcophilus* et pour cette raison une telle détermination serait incorrecte.

Les pattes-mâchoires externes (fig. 8,8 a) du Pinnothère d'Amboine ressemblent à celles du *Pinn. palaensis* Bürger. L'ischio-mérogathe est moins élargi, à bord externe moins

fortement courbé, le dactyle est plus svelte et un peu plus rapproché de l'extrémité obtuse du propodus que chez le Pinnothère de Lombok. A l'exception de la patte gauche de la pénultième paire, les pattes ressemblent à celles du *Pinn. palaensis*. En ce qui a trait aux proportions entre la longueur de la portion palmaire des pinces et celle des doigts (fig. 9), cet exemplaire s'accorde avec l'autre, tandis que, selon M. BÜRGER, la portion palmaire serait deux fois aussi longue que les doigts ; la hauteur de la pince est cependant égale à la longueur des doigts et pour cette raison la pince présente une forme un peu plus svelte que chez l'exemplaire de Lombok. Le dactyle de la 1^e paire des pattes ambulatoires (fig. 10, 10 a) a une forme trapue, un peu moins cependant que chez l'exemplaire de Lombok ; celui de la 2^e paire (fig. 11) présente environ la même longueur et la même largeur et ces deux pattes sont presque de longueur égale ; la patte droite de la 3^e paire (fig. 12) est plus longue et plus svelte que les deux pattes précédentes, le dactyle est deux fois plus long que celui de la 2^e paire, à peu près aussi long que le propodus, presque trois fois plus svelte que les dactyles des pattes des 1^{re} et 2^e paires, à extrémité faiblement courbée en dedans, moins fortement que pour ces derniers. Dans la patte de la dernière paire (fig. 14) le mérus, le carpus et le propodus sont distinctement plus courts que ceux des trois pattes précédentes, mais le dactyle n'est que légèrement plus court que celui de la 3^e paire ; sa forme svelte est à peu près la même, et il est deux fois aussi long que ceux des 1^{re} et 2^e paires ; la 4^e patte est donc beaucoup plus courte que celle de la 3^e paire et même à peine aussi longue que celle des 1^{re} et 2^e paires. Maintenant la patte gauche de la pénultième paire (fig. 13, 13 a) est *beaucoup plus courte et beaucoup moins grêle que la patte droite et le dactyle n'est que moitié aussi long et moitié aussi svelte* ; c'est pourquoi cette patte ressemble plus à celles des 1^{re} et 2^e paires et, chose remarquable, présente une grande ressemblance avec la patte droite de la pénultième paire du Pinnothère de Lombok ! Or, si nous supposons que cette patte gauche fût normale et la patte droite anormale, l'exemplaire se rapprocherait du *Pinn. arcophilus* Bürger et du *Pinn. modiolicola* Bürger, mais chez ces deux espèces, les pattes-mâchoires

externes offrent d'autres caractères. D'après M. BÜRGER, chez *Pinn. palaensis* les dactyles des 3^e et 4^e paires seraient à peu près trois fois aussi longs que ceux de la 2^e paire, mais cette différence doit probablement être attribuée à la petite taille de l'exemplaire d'Amboine ; en effet, selon M. BÜRGER, la carapace de cette espèce atteindrait une largeur de 10,5 mm.

Tels sont les faits que j'ai constatés, mais dont je ne réussis pas à donner une explication. M. Ch. PÉREZ m'a écrit à ce propos : « Pour les anomalies que vous me signalez, je ne pense pas qu'elles puissent être imputées à la présence des parasites, car l'action morphogène de ces parasites ne se manifeste généralement que dans les caractères sexuels secondaires ». Je veux cependant rappeler que la patte gauche anormale du Pinnothère de Lombok ressemble en quelque sorte à la patte droite normale de l'autre exemplaire et que la patte gauche anormale du Pinnothère d'Amboine présente une grande ressemblance avec la patte droite normale de l'exemplaire de Lombok ; si nous prenons maintenant en considération que *Pinn. arco-philus* et *Pinn. palaensis* habitent tous deux les *Arca*, il devient vraisemblable, me semble-t-il, que les anomalies décrites puissent être imputées à un métissage des deux espèces.

Tableau A. — Exemplaire de Lombok.

Les dimensions ont été indiquées en millimètres.

	Patte droite de la 1 ^{re} paire	Patte gauche de la 2 ^e paire	Patte gauche de la 3 ^e paire	Patte droite de la 3 ^e paire	Patte droite de la 4 ^e paire
Longueur du merus.	2,4	2,4	2,6	2,28	1,7
Largeur du merus.	0,68	0,66	0,56	0,53	0,45
Rapport entre la longueur et la largeur.	3,5	3,6	4,6	4,3	3,8
Longueur du carpus.	1,2	1,25	1,48	1,25	1
Largeur du carpus.	0,54	0,53	0,5	0,45	0,46
Rapport entre la longueur et la largeur.	2,2	2,3	3	2,8	2,2
Longueur du propodus.	1,22	1,25	1,64	1,3	1,4
Largeur du propodus.	0,52	0,5	0,44	0,41	0,44
Rapport entre la longueur et la largeur.	2,3	2,5	3,7	3,1	3,2
Longueur du dactylus.	0,64	0,7	1,76	0,92	1,6
Largeur du dactylus.	0,26	0,28	0,26	0,24	0,26
Rapport entre la longueur et la largeur.	2,4	2,5	6,8	3,8	6,1

La pince gauche est longue de 3,12 mm., haute de 1,3 mm., près de l'articulation des doigts, doigts longs de 1,14 mm. Rapport entre la longueur et la hauteur de la pince, 2,4 ; rapport entre la longueur de la pince et celle des doigts, 2,7 ; rapport entre la longueur de la portion palmaire et celle des doigts, 1,7.

Tableau B. — Exempleaire d'Amboine.

Les dimensions ont été indiquées en millimètres.

	Patte droite de la 1 ^{re} paire	Patte droite de la 2 ^e paire	Patte gauche de la 3 ^e paire	Patte droite de la 3 ^e paire	Patte droite de la 4 ^e paire
Longueur du merus	2	2,1	1,8	2,25	1,34
Largeur du merus.	0,48	0,47	0,44	0,43	0,35
Rapport entre la longueur et la largeur	4,2	4,5	4,1	5,2	3,8
Longueur du carpus.	1	1,22	1,14	1,36	0,86
Largeur du carpus.	0,42	0,42	0,4	0,37	0,35
Rapport entre la longueur et la largeur	2,4	3	2,8	3,7	2,4
Longueur du propodus.	1,2	1,3	1,28	1,42	1,1
Largeur du propodus.	0,4	0,38	0,37	0,34	0,31
Rapport entre la longueur et la largeur	3	3,4	3,5	4,2	3,5
Longueur du dactylus.	0,64	0,7	0,8	1,5	1,35
Largeur du dactylus.	0,21	0,23	0,2	0,19	0,2
Rapport entre la longueur et la largeur	3	3	4	8	6,7

La pince gauche est longue de 2,55 mm., haute de 0,95 mm. près de l'articulation des doigts, doigts longs de 0,95 mm. Rapport entre la longueur et la hauteur de la pince, 2,7 ; rapport entre la longueur de la pince et celle des doigts, 2,7 ; rapport entre la longueur de la portion palmaire et celle des doigts, 1,7.

BIBLIOGRAPHIE

BERNARD (Noël). — Principes de Biologie Végétale. — *Nouvelle collection scientifique.* — Alcan. — 1921. Prix : 8 francs.

Cet ouvrage continue la série des œuvres posthumes de Noël BERNARD. Il forme la deuxième partie d'un Cours de Botanique professé par l'auteur aux Facultés de Caen et de Poitiers ; la première partie a paru précédemment sous le titre « L'Evolution des Plantes ».

Au début de son livre, l'auteur rappelle que, en physiologie comme dans toutes les sciences expérimentales, les phénomènes de la nature sont régis par le principe du déterminisme, et que les processus vitaux n'échappent pas à cette loi ; c'est ce qu'il essaye de montrer dans tout le cours de ces « Principes de Biologie Végétale ».

L'ouvrage se divise en deux parties : Dans une première partie, relative à la vie cellulaire, l'auteur étudie les phénomènes de nutrition sous leur double aspect physique et chimique, puis l'action des agents extérieurs sur la cellule.

La deuxième partie est consacrée à la « coordination dans les complexes cellulaires » ; il passe ainsi en revue les différents groupes de Végétaux inférieurs (Thallophytes) et donne les principaux traits de leur cycle évolutif.

Le livre se termine par deux chapitres particulièrement intéressants, car ils se rattachent directement aux travaux personnels de l'auteur ; ce sont « Un aperçu sur les théories lichéniques » et « Remarques sur l'immunité chez les Plantes ».

A. VANDEL.

PLANCHE IV

EXPLICATION DE LA PLANCHE IV

Fig. 1. — Crique à l'E. de l'amer Rosedo, due à l'érosion de deux filons de diorite injectés dans des diaclases à angle droit du granit (8-IX-1920, pleine mer).

Fig. 2. — Deux colonies de *Codium bursa* sur les cailloux d'un déversoir d'herbier près de la R. Music (16). Echelle 1/2 environ.



2



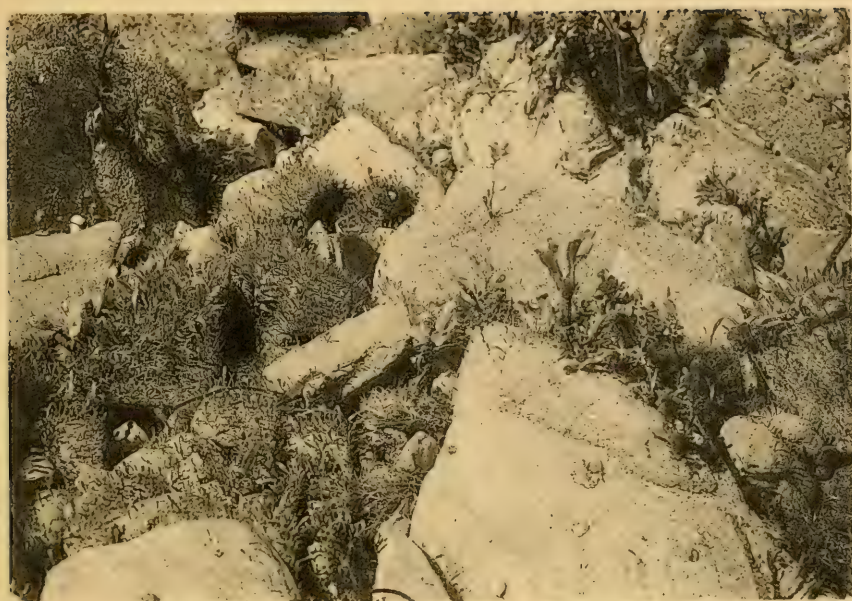
1



PLANCHE V

EXPLICATION DE LA PLANCHE V

- Fig. 3. — Jeunes pousses de *Fucus* et petits thalles dressés; rochers sous la propriété Bourgain, à la pointe de Guersido (15-VIII-1919).
- Fig. 4. — *Codium bursa* et *C. adhaerens* sur une paroi verticale, au S. de Raguenez-meur (7). Au-dessus, *C. tomentosum* et *Fucus serratus* L. Au-dessous, Zostères dans l'eau.
- Fig. 5. — Plaque à fond sableux au bord W. de Lavrec (5). Deux touffes de *Padina pavonia* L.; entre elles, Zostères et Cystosires, débris de coquilles, (15-IX-1919).
-



3



4

P. de Beauchamp et R. Lami, phot.



5

Imp. Catala frères. Paris.

PLANCHE VI

EXPLICATION DE LA PLANCHE VI

Fig. 6. — Un gazon de *Fucus lutarius* Kütz. sur la côte E. en face le Moulin du Nord, couvrant la banquette de vase saillante, au second plan, au milieu des chenaux criblés de tortillons d'Arénicoles. En arrière et sur les pierres du premier plan *Ascophyllum* et *Fucus* normaux (23-VIII-1919).

Fig. 7. — Une touffe du même gazon, vue prise verticalement sur la vase (23-VIII-1919).

Fig. 8. — Herbier à *Zostera nana* Roth. sur fond sableux, contre Rague-nez-meur (3). Il occupe la petite plage du second plan, au milieu des rochers à Fucacées supérieures et tout près de la zone subterrestre (10-VIII-1919).

Fig. 9. — Cuvette de roche sur la côte N. Dans l'eau, plusieurs pieds d'*Himanthalia lorea* L. (noter les thalles au bas des lanières), *Cystoseira myriophylloides* Sauv., Patelles. Autour *Fucus vesiculosus* L. et *F. serratus* L. (10-IX-1919).



6

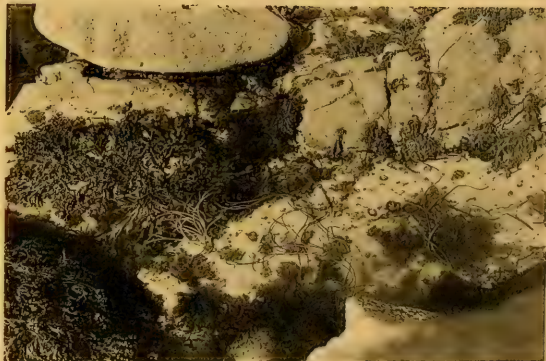


7

P. de Beauchamp, phot



8



9

Imp. Catala freres, - Paris

Zone intermédiaire à Bréhat.

Répartition des sédiments et des herbiers

Echelle de 1 : 24.000 environ

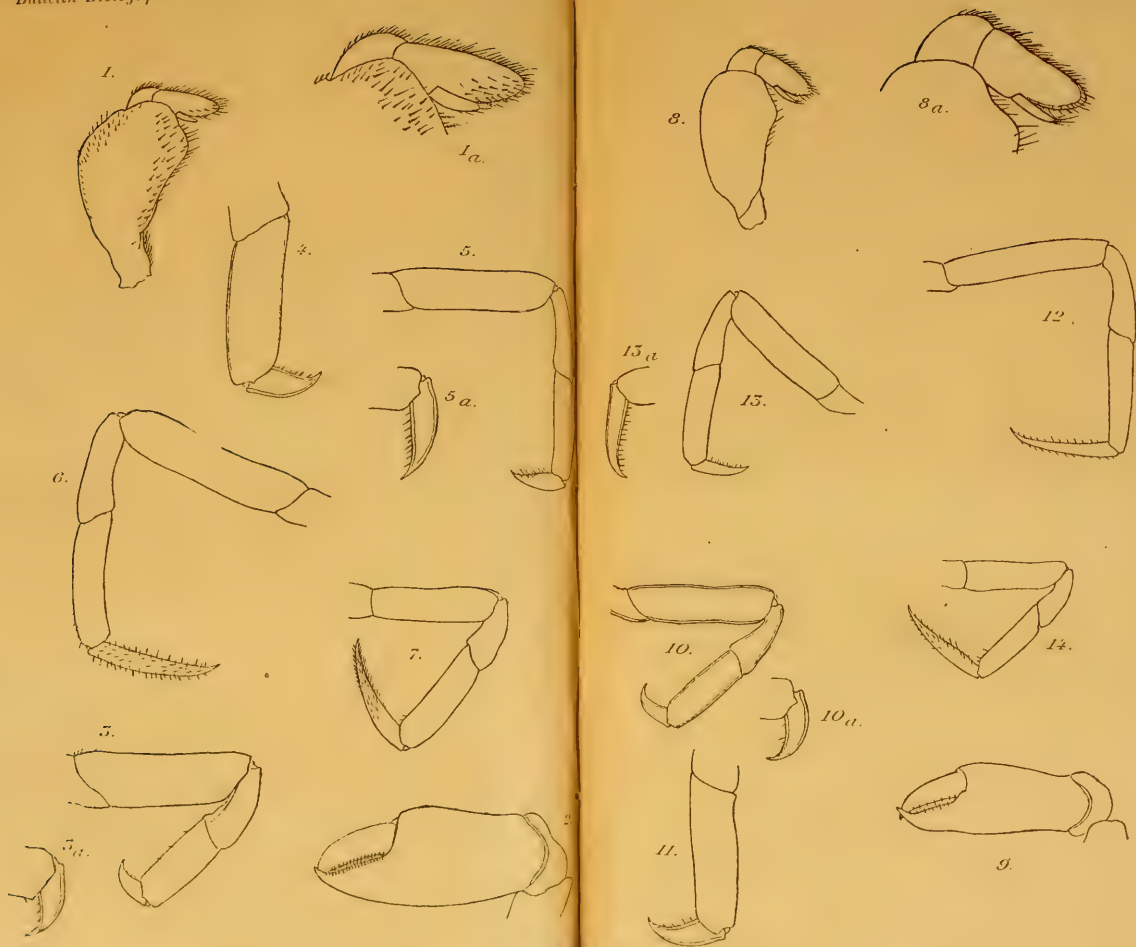


EXPLICATION DE LA PLANCHE VIII

Fig. 1-7. — Exempleaire de Lombok (*Pinnotheres arcophilus* Bürger).

1 Patte-mâchoire externe droite, $\times 22$; 1a partie antérieure de cette patte-mâchoire, $\times 45$; 2 patte antérieure gauche, $\times 15$; 3 patte droite de la 1^{re} paire, $\times 15$; 3a dactyle de cette patte, $\times 22$; 4 propodus et dactylus de la patte gauche de la 2^e paire, $\times 22$; 5 patte droite de la 3^e ou pénultième paire, $\times 15$; 5a dactyle de cette patte, $\times 22$; 6 patte gauche de la 3^e ou pénultième paire, $\times 15$; 7 patte droite de la 4^e paire, $\times 15$.

Fig. 8-14. — Exempleaire d'Amboine (*Pinnotheres palaensis* Bürger). 8 Patte-mâchoire externe droite, $\times 22$; 8a partie antérieure de cette patte-mâchoire, $\times 45$; 9 patte antérieure gauche, $\times 15$; 10 patte droite de la 1^{re} paire, $\times 15$; 10a dactyle de cette patte, $\times 22$; 11 propodus et dactylus de la patte droite de la 2^e paire, $\times 22$; 12 patte droite de la 3^e ou pénultième paire, $\times 15$; 13 patte gauche de la 3^e ou pénultième paire, $\times 15$; 13a dactyle de cette patte, $\times 22$; 14 patte droite de la 4^e ou dernière paire, $\times 15$.





BULLETIN BIOLOGIQUE
DE LA FRANCE ET DE LA BELGIQUE

TOME LV

1921

Comité de rédaction :

L. BLARINGHEM (Paris).

G. BOHN (Paris).

M. CAULLERY (Paris).

CH. JULIN (Liège).

F. MESNIL (Paris).

P. PELSENEER (Bruxelles)

CH. PÉREZ (Paris).

ET. RABAUD (Paris)

BULLETIN BIOLOGIQUE

(Précédemment, BULLETIN SCIENTIFIQUE)

DE LA FRANCE
ET DE LA BELGIQUE

FONDÉ PAR

ALFRED GIARD.

•
TOME LV



PARIS

Laboratoire d'Évolution des Êtres organisés, 3, rue d'Ulm
Léon LHOMME, rue Corneille, 3.

LONDRES

DULAU & Co, 34-36 Margaret str. Cavendish sq.

TABLE

	Pages
DE BEAUCHAMP (P.) et LAMI (R.). — La bionomie intercoti- dale de l'île Bréhat (4 planches)	184
CHATTON (EDOUARD) et PÉRARD (CHARLES). — Les Nicollel- lidae, Infusoires intestinaux des Gondis et des Damans, et le Cycle évolutif des Ciliés (3 planches)	87
LAMI (R.). — (V. DE BEAUCHAMP).	
LICHTENSTEIN (J.-L.) et RABAUD (ET.). — Le Comportement des <i>Polysphincta</i> , ichneumonides parasites des Araignées (avec 11 figures dans le texte)	267
DE MAN (J.-G.). — Sur quelques anomalies observées chez deux espèces du genre <i>Pinnotheres</i> de l'Archipel indien (1 planche double)	260
PÉRARD (CHARLES). — (V. CHATTON).	
RABAUD (ÉTIENNE). — L'adaptation et l'instinct des Cassides (5 figures dans le texte)	153
RABAUD (ÉTIENNE). — (V. LICHTENSTEIN).	
TUR (JAN). — La Cardiocéphalie (nouvelle forme de monstuo- sité embryonnaire) et la morphogénèse de la <i>Fovea Cardiaca</i> (avec 4 planches doubles)	288
VANDEL (A.). — Notes biologiques sur les Planaires des envi- rons de Montpellier (5 figures dans le texte)	239
VANDEL (A.). — Recherches expérimentales sur les modes de reproduction des Planaires triclades paludicoles (avec 41 figu- res dans le texte)	343
DE LA VAULX (R.). — L'intersexualité chez un Crustacé clado- cère (<i>Daphnia atkinsoni</i>) (35 figures et 2 tableaux)	4
OUVRAGES REÇUS	266 et 519

Le tome LV a été publié en 3 fascicules
sortis des presses aux dates ci-après :

- FASCICULE 1 (pages 1 à 152), 20 juillet 1921.
 - FASCICULE 2 (pages 153 à 266), 15 octobre 1921.
 - FASCICULE 3-4 (pages 267 à 521), 15 février 1922.
-

LE COMPORTEMENT DES “ POLYSPHINCTA ”

Ichneumonides parasites des Araignées

Si plusieurs espèces d'Ichneumonides vivent en parasites aux dépens des nids d'Araignées, plus rares sont celles dont les larves vivent en ectoparasites sur l'Arachnide elle-même et se développent jusqu'à la nymphose sur un hôte bien vivant. Les *Polysphincta*, semble-t-il, se comportent exclusivement de cette manière.

Depuis que DE GEER (1771) a rapporté l'histoire de la larve d'Ichneumonide des Araignées qui suce sa victime et file ensuite un cocon d'où sort un petit Ichneumon, nombreuses sont les observations de même genre qu'ont publiées les recueils entomologiques. Les unes ont simplement trait à des larves ou à des œufs vus sur des Araignées, mais dont l'évolution n'a pas été suivie ; d'autres donnent, au contraire, des indications détaillées sur l'évolution du parasite. C'est ainsi que DILLWYNN (1829) a vu des Ichneumonides noirs pondre sur des Araignées, observation que rapporte WESTWOOD (1840) ; WALKENAER (1837) a vu une petite larve portée par *Lynichia montana* ; WESTWOOD (1869) signale un Ichneumon parasite externe sur *Epeira*. BORRES (1889-90) cite plusieurs autres cas analogues et HOWARD (1893) donne la liste des parasites d'Arachnides. A. GIARD (1894 a), de son côté, en présentant une larve de *Polysphincta* vivant sur une jeune *Epeira marmorea* Clerck, note le fait que ces Ichneumonides appartiennent à la catégorie des parasites qui infestent un hôte encore jeune et grandiront avec lui ; GIARD fait également remarquer (1894 b) que les *Polysphincta* s'attaquent aux Theriidæ et aux Argiopidæ ; il signale une larve sur *Linyphia calcarifera*, du Venezuela. SCHMIEDECKNECHT (1906-08) indique simplement les *Polysphincta* comme parasites d'Araignées. Enfin, l'un de nous (LICHTENSTEIN 1919) signale *Polysphincta percontatoria* var. 2 sur *Dytina puella* et *uncinata*.

Outre ces diverses indications relatives à des larves vivant sur des Arachnides, des observations plus complètes ont été publiées — celle de DE GEER mise à part — par BLACKWALL (1842 et 1843). Cet observateur décrit l'évolution de la larve de *Polysphincta carbonaria*, parasite des jeunes *Epeira antriada* et de *Linyphia minuta* adulte. La larve est morte après avoir filé un cocon. BLACKWALL note que les Araignées immatures sont le plus fréquemment infestées (*Linyphia minuta* et *L. pusilla* notamment); il ajoute que la larve parasite est fixée à l'union du céphalo-thorax et de l'abdomen, qu'elle quitte l'Araignée complètement vidée et construit un cocon. — BOIE (1846) donne l'histoire complète de *Polysphincta carbonata* Grav. et insiste sur ce fait que, si plusieurs larves se rencontrent parfois sur une même victime, une seule se développe et tisse un cocon sur le bord de la toile commencée par l'Araignée. — LABOULBÈNE (1858), en décrivant *Pimpla fairmairei* (= *Polysphincta multicolor*, au dire de MORLEY), indique qu'il l'a obtenu de larves se mouvant sur une toile de *Clubione sericea* L. morte; ces larves étaient munies de pseudopodes dorsaux; mises en boîte, elles tissèrent un cocon. LABOULBÈNE pense que ces larves s'étaient nourries aux dépens des œufs plutôt que de l'Araignée elle-même. La description, accompagnée de dessins, insiste spécialement sur les tubercules dorsaux. — SNELLEN VAN VOLLENHOVEN (1870) a suivi l'évolution de *Polysphincta carbonata* sur *Miranda* (*Epeira*) *cucurbitina*. — BRISCHKE (1877) observe une larve sur le dos d'un Thérédion; il la voit abandonner l'Araignée épuisée et morte et tisser un cocon à mailles larges: 14 jours après sortait un *Polysphincta boops*. Le même auteur a obtenu *P. rufipes* d'*Epeira diademata*. — En 1881, PARFITT obtient *Acrodactyla degener* d'une larve rougeâtre vivant sur une petite Araignée; cette larve tisse un cocon fusiforme et angulaire suspendu comme un hamac. PICKARD CAMBRIDGE (1881) observa ce même parasite sur *Linyphia obscura* Bl. et *L. zebrina* Menge; il trouva des larves semblables sur des Thérédions, d'autres espèces de *Linyphia* et sur des Epeires. PARFITT émet l'idée que ce parasite externe est, en réalité, un parasite interne que le manque de place oblige de sortir de l'Araignée: PICKARD CAMBRIDGE, et non sans raison, conteste cette assertion. — FITCH (1882) représente la larve et le cocon de *Polysphincta tuberosa*; il repré-

sente également le cocon de *P. pallipes* Holm. et donne les observations sur ces espèces que lui ont transmises BIGNELL et MATTHEWS. Ce dernier rapporte qu'il a vu la larve de *P. pallipes* (ou une espèce très voisine) sur une Epeiridæ (*Epeira cucurbitina* Clerck) ; il en note, comme BRISHKE l'avait déjà fait, les changements de couleur avant et après les repas et décrit son cocon allongé, étroit, orangé, attaché à la toile de l'Araignée. — L'observation de BIGNELL porte sur *Polysphincta tuberosa*, vivant sur *Epeira cucurbitina*. La larve possède 14 segments y compris la tête ; elle a des disques latéraux, ou ventouses, tenant lieu de pattes et des tubercules dorsaux avec anneaux de crochets. Le cocon, en navette, mince, est blanchâtre. BIGNELL (1898) fournit des renseignements sur la ponte des *Polysphincta*. L'Ichneumonide poursuit l'Araignée qui finit par rester immobile et reçoit un œuf sur le dos. Lorsque l'Araignée, épuisée, devient trop petite, la larve s'attache à la toile par les tubercules dorsaux et finit de consommer ce qui reste de sa victime. Les tubercules dorsaux interviennent encore, ainsi que le tubercule anal, dans la construction du cocon. Parmi les hôtes des *Polysphincta*, BIGNELL cite, pour *P. gracilis*, *Meta segmentata* ; pour *P. multicolor*, *Meta marianæ* ; pour *P. tuberosa*, *Epeira cucurbitina* ; enfin, pour *Acrodactyla degener*, *Linyphia obscura*. — La même année (1898), KARSCH décrit l'évolution de *Polysphincta pulchra-tor*, parasite externe de *Theridium varians* Hahn, dont le cocon est blanc et à mailles lâches, irrégulières, — et de *Polysphincta percontatoria* var. 2 sur *Theridium formosum* Clerck. Il signale le développement rapide de ces parasites, et note que le cocon de *P. percontatoria*, var. 2 contient de petites crottes noires. — MORLEY (1908), tout en rapportant les observations publiées sur les espèces anglaises, donne des observations personnelles sur une larve de *P. multicolora* parasite d'une jeune *Epeira cucurbitina*. Cette larve a 13 segments ; fixée par la queue, elle peut mouvoir la tête qui change de place. Elle mue une fois. Lorsque l'Araignée est entièrement épuisée, la larve a une teinte vert-olive ; elle tisse un cocon, et une fois celui-ci terminé, elle abandonne une exuvie noire qui est rejetée par l'extrémité du cocon correspondant à l'anus de la larve. — ADLERZ, en 1910, rappelle les cas connus de larves de Pompilides fixées sur les Arachnides qui continuent de se mouvoir librement et rappor-

che ces faits accidentels des mœurs habituelles des *Polysphincta*. Ces derniers, d'après lui, sont tous ectoparasites d'Araignées; il relate l'observation personnelle d'une larve d'*Acrodactyla degener* parasite d'une jeune *Linyphia phrygiana* Walk. — CUSHMAN (1913) signale *Polysphincta texana* Cr. sur *Steatoda borealis*. Il dit que la grande taille du parasite externe pourrait faire supposer qu'il a hiverné sur ou dans son hôte. — SHANNON (1913) mentionne une espèce voisine des *Polysphincta*, *Epimecis millii*, comme parasite externe d'*Epeira trivittata* Keys. La larve suce l'Araignée et tisse un cocon dans la toile même. — BIRO (1884) note que *Glypta biforeslata* est éclos d'un cocon tissé par une larve ectoparasite de *Steatoda castanea* Clerk.

On a signalé des *Polysphincta* parasites des Tenthredinides (par exemple *P. ribesii* de *Pteronius ribesii*) et des Lépidoptères. Mais ces observations exigent un contrôle sérieux, car il semble bien que les *Polysphincta* sont, essentiellement, des ectoparasites d'Araignées. Les faits exposés ci-dessous confirment cette conclusion, en introduisant des notions nouvelles sur la biologie de ces parasites.

*
* *

Ces observations portent sur deux espèces. L'une, observée à Montpellier sur de jeunes *Dytina puella* et *D. uncinata*, est *Polysphincta percontatoria* var. 2. L'autre, observée à Saint-Affrique (Aveyron) sur une Clubione, est un *Polysphincta* sp., probablement nouveau, très voisin de *tuberosa* Grav.

A Montpellier, les Arachnides portant des larves d'Ichneumonides se rencontrent de temps en temps. Déjà Jules LICHTENSTEIN (note inédite) avait rencontré, en mai, une Araignée portant une larve qui, après avoir tissé un cocon très lâche, donne un *Polysphincta*. Nous avons trouvé, à plusieurs reprises, des *Theridion simile* L. Koch. portant de petites larves jaunâtres, différentes de celles des *Dytina*, mais qui moururent sans tisser de cocon. Nous n'avons réussi nos élevages qu'avec les parasites de *Dytina*.

A. — *Polysphincta percontatoria* var. 2.

Les *Dytina puella* et *uncinata* sont de petites Araignées qui tissent des toiles peu étendues sur les feuilles un peu repliées de divers arbustes, Lierre, Lilas, Phyllirea, Ciste, etc. On les rencontre durant toute l'année, qu'elles soient indemnes ou infestées. Nous avons recueilli de ces dernières en janvier, avril, mai, juillet. Tant que la larve n'a pas mué, l'Araignée est très active, tout comme si elle ne portait point de parasite.

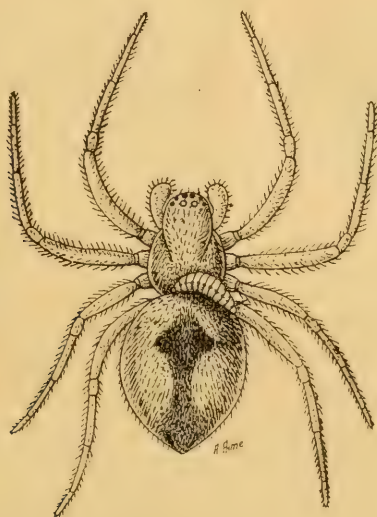


Fig. 1. — *Dytina puella* avec larve de *Polysphincta* avant la mue.

Au début, du reste, la larve grossit très peu — au moins celles qui se rencontrent en hiver —, et semble ne prendre aucune nourriture, ce qui confirmerait l'hypothèse de CUSHMANN sur l'hibernation. Ainsi, une larve observée en janvier sur une jeune *Dytina puella* est certainement issue d'un œuf pondu à la fin de l'automne sur l'Araignée très jeune. Les *Dytina* du groupe *puella* sont, en effet, adultes en automne. Fixée à la limite du céphalo-thorax et de l'abdomen, soit à droite, soit à gauche, contre la partie déclive antérieure de celui-ci, au-dessus de l'insertion de la patte, la larve se recourbe sur la face dorsale de l'hôte. L'Araignée continue de vivre pendant long-

temps; elle tisse sa toile et se nourrit fort bien; pendant ce temps, la larve grossit à peine; puis, au début d'avril, la larve mue et se met à croître rapidement; corrélativement, elle vide l'Araignée avec une extrême rapidité, en une seule journée.

Tout au début, la larve est d'un blanc grisâtre, à segmentation peu nette; sa tête se distingue à peine du corps. De temps en temps, la partie antérieure bouge, ainsi que l'a constaté MORLEY (1908). Si, au début, elle grandit très lentement et semble ne prendre aucune nourriture, elle grandit cependant et

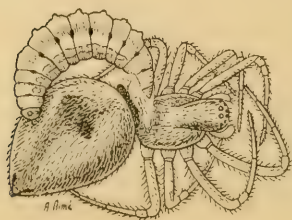


Fig. 2. — *Dytina puella* portant une larve de *Polysphincta* venant de muer et en train de sucer activement.

suce évidemment l'Araignée, bien que celle-ci ne paraisse pas s'en ressentir. L'observation précise montre la suite exacte des processus: une larve, recueillie le 9 avril, ne grandit guère jusqu'au 23 avril. Du 23 au 29 elle grossit notablement, et si nous n'avons pu constater, à ce stade, les mouvements de succion buccaux, nous avons néanmoins aperçu, au point sur lequel s'appuie la tête, un amaigrissement assez marqué du

ventre de l'Araignée. La fig. 1 montre cette larve très jeune sur une *Dytina puella* bien vivante et mobile. — Le 29 avril, la larve mue; sa morphologie change alors et sa taille augmente de plus du double. MORLEY, tout en supposant que les larves de *Polysphincta* muent, n'a pu réussir à le constater. Or, l'exuvie est rejetée à l'arrière de la larve et demeure attachée au point de fixation postérieur. En ce point, la larve secrète une sorte de pellicule brune, collée d'une part à l'Araignée de l'autre à la dépouille larvaire blanche, qui a l'aspect d'un cornet plissé, fendu sur sa face dorsale et dans lequel la larve secondaire engage ses derniers segments (fig. 2). A ce moment, l'Araignée est immobile et ne réagit que faiblement aux excitations; tout au plus remue-t-elle de temps à autre une patte ou exécute-t-elle un mouvement de flexion général des membres; les pattes, d'ailleurs, sont plus ou moins repliées au-dessous du corps. C'est qu'aussitôt après la mue, en effet, la larve suce

vigoureusement l'Araignée et, en conséquence, grossit d'une façon considérable.

Immédiatement après le rejet de l'exuvie, la larve est frippée, comme amaigrie, quoique sensiblement plus grande que la larve primaire ; elle applique sa bouche contre le ventre de l'Araignée, elle mord la peau — sans la percer, semble-t-il — et suce activement. On aperçoit nettement les mouvements d'inspiration de la membrane du cou qui se gonfle et se contracte alternativement. Le ventre de l'Araignée se plisse à mesure que la larve suce. Lorsque, au point d'application, l'aspiration reste sans effet, la larve déplace sa partie antérieure et recommence en un autre point. Il semble que l'insensibilité de l'hôte ne commence qu'à la première morsure. Jusqu'à la première morsure. Jusque-là, l'activité et les réactions de l'Araignée paraissent normales. En 24 ou 36 heures elle est transformée en une dépouille vide et desséchée. Quant à la larve, elle passe de 1 millimètre à 2 et même 2 mm. 5



Fig. 3. — Larve de *Polysphincta* : ayant mué, sucé et vidé l'Araignée, elle file un cocon.

(fig. 3) ; elle devient grisâtre et l'on distingue ses 14 segments, y compris la tête ; sa surface est grumeleuse ; elle porte quelques poils disposés, sur chaque segment, en une rangée transversale. La tête est blanche, avec des pièces buccales noires, des rudiments d'antennes et d'yeux. A partir du 3^e segment, et jusqu'à l'antépénultième, existe une série de tubercules dorsaux, un par segment. Chaque tubercule, tronqué au sommet, est muni d'une couronne de minuscules crochets, comme l'ont décrit les auteurs précités. A l'union des segments, du 2^e au 11^e, il y a une tache brunâtre ; sur les 2^e et 3^e segments, latéralement vers le bas, il y a une plaque lisse. Le ventre est d'un gris plus foncé que le reste du corps (¹).

L'Araignée une fois vidée, la larve abandonne la dépouille, ainsi que son exuvie, et commence à tisser son cocon. Placée

(¹) D'autres caractères morphologiques mériteraient d'être mentionnés ; ils feront l'objet d'un travail ultérieur. Nous envisageons surtout ici le comportement des *Polysphincta*.

dans un verre de montre, nous la voyons fixer ses fils de soie d'une part à la dépouille, d'autre part au substrat. Peut-être, dans les conditions normales, se sert-elle de la toile de *Dyctina*, ainsi que le font d'autres *Polysphincta*; en fait cette toile ne lui est pas nécessaire. Recourbée sur elle-même, comme assise sur son extrémité postérieure, la larve laisse sortir de sa bouche un fil de gros diamètre, soyeux, d'un blanc transparent; elle l'entortille irrégulièrement par des mouvements de son extrémité antérieure. Le fil est toujours parfaitement continu; à mesure qu'il s'allonge les parties nouvelles se sont fixées sur



Fig. 4. — Larve de *Polysphincta* :
achèvement du cocon.

les parties anciennes; l'ensemble forme un treillis très lâche. La partie postérieure du corps, le segment anal en particulier, intervient dans l'arrangement de cette sorte de cage; elle pousse les fils de soie et s'en entoure. — La construction du cocon dure 3 à 4 jours; lorsque le fond est terminé à moitié, la larve se dresse

sur sa partie postérieure et continue ainsi de filer en ne remuant que la tête, d'un mouvement circulaire; le fil nouveau se rattache au précédent, de sorte que le treillis se dresse dans une direction plus ou moins oblique. La larve s'appuie sur les parties construites, en se recourbant légèrement, les tubercules dorsaux s'accrochant et le segment anal servant de point d'appui; elle remonte ainsi dans cette sorte de cage et tisse les parois supérieures (fig. 4). Elle se retourne souvent, et quand la partie supérieure est terminée, elle redescend et ajoute des fils à la base. Le cocon est alors terminé. Il a une forme légèrement conique à base très large; fait d'un treillis très lâche et irrégulier, il laisse voir facilement la larve à l'intérieur. Il est clos, sauf à l'extrémité supérieure. Sa longueur est presque le double de celle de la larve est atteint 5 mm. 5 à 6 millimètres. La larve remonte un peu dans ce cocon et ne file plus; elle s'étend, demeure immobile, appuyée contre les parois du cocon, en son milieu ou vers l'une de ses extrémités.

Au bout de 48 heures environ elle est entièrement étendue, droite, l'extrémité anale vers le sommet, la tête vers la base. Ainsi allongée sa longueur est de 3 mm. 5. Elle est devenue plus transparente, sa teinte plus claire, surtout la tête et les segments thoraciques. Les 2^e et 3^e segments ont augmenté de volume ; le 1^{er} et le 2^e segment porte 2 plaques latérales rouges. Le troisième jour l'intestin évacue son contenu : le segment anal se dévagine complètement et fait saillie par l'ouverture supérieure du cocon ; de petites crottes ovalaires, noires, réunies en un chapelet sont alors rejetées. L'émission dure pendant 36 à 48 heures et le chapelet comprend 18 à 20 crottes (fig. 5 et 6) ; il reste accroché au sommet du cocon, ou s'en détache en partie. Ce comportement diffère de celui d'un grand nombre de larves qui construisent un cocon ; certaines d'entre elles gardent leurs excréments dans le cocon ; d'autres les rejettent avant de s'enfermer ; ici le rejet a lieu après, mais à l'extérieur tout

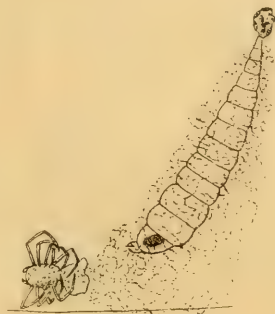


Fig. 5. — Rejet des excréments.



Fig. 6. — Extrémité du cocon avec l'ouverture terminale ; extrémité dévaginée du corps de la larve, rejetant les crottes.

de même, du moins presque entièrement. FITCH (1882) a déjà noté la présence d'un petit paquet d'excrément à l'extrémité du cocon de *Polysphincta tuberosa*, mais sans expliquer comment il se trouvait là : et KARSCH (1898) a fait une remarque analogue, qui lui fournissait la preuve de la perméabilité de l'intestin.

La défécation terminée, les derniers segments s'invaginent et la larve demeure immobile durant 24 heures (fig. 7). A ce moment la nymphe apparaît ; la dépouille larvaire est repoussée vers le haut du cocon, à l'extrémité postérieure de la nymphe ; quelquefois, des crottes qui n'avaient point été rejetées au dehors y restent accrochées (fig. 8). L'exuvie demeure donc dans le cocon, contrairement à ce qui se passerait pour *P. multicolor*, suivant MORLEY.

La nymphe est blanchâtre, légèrement jaunâtre au niveau du métathorax, sur la tête et les membres. Deux énormes yeux rouges correspondent aux taches du 1^{er} segment de la larve. Les membres et les antennes sont repliés sur la face ventrale. La tête est toujours tournée vers la base du cocon. Cette nymphe peut se mouvoir et souvent se retourner dans le cocon. Peu à peu elle noircit et l'imago éclot au bout de 10 jours, portant la peau nymphale sous forme d'un amas noirâtre, à l'extrémité de son abdomen. On trouve souvent dans le cocon, outre la dépouille

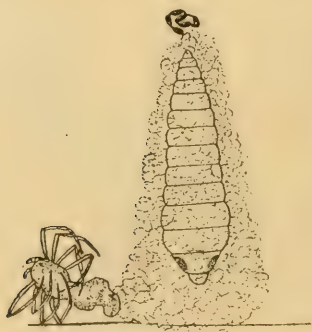


Fig. 7. — La larve avant le rejet des excréments et avant la nymphose.

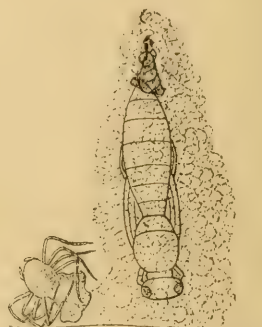


Fig. 8. — Nymphe et dépouille larvaire dans le cocon.

larvaire, des grains blanchâtres qui sont, peut-être, des excréments d'urates. — L'imago ronge le cocon dans sa partie inférieure, puis pousse avec la tête et se dégage. Ces efforts paraissent pénibles et alternent avec des périodes de repos ; il faut au moins une journée pour que l'orifice soit suffisant et que l'Insecte s'envole.

La figure 9 montre un cocon d'où vient de sortir l'imago. Attaché à la dépouille de la Dytine, ce cocon montre, à sa base large, la déchirure qui a livré passage à l'adulte, et au sommet l'ouverture avec les excréments demeurés en dehors, la dépouille larvaire et les grains d'urate.

Moins heureux que BIGNELL, nous n'avons pas assisté à la ponte. Mais nous avons pu remarquer, ayant mis en tube un mâle et une femelle, que l'accouplement est immédiat. Le mâle poursuit la femelle et, grimpant sur son dos, s'accroche à son

thorax au moyen des pattes antérieures ; puis il recule, étale les ailes et, recourbant l'abdomen, introduit le pénis dans le vagin. Le coït dure seulement quelques secondes. Le même mâle ne s'accouple qu'une seule fois avec la même femelle.

Placés sur la toile d'une *Dytina*, les *Polysphincta* s'y



Fig. 9. — Cocon de *Polysphincta* après sortie de l'imago.

empêchent, mais se dégagent très facilement. L'ébranlement que provoque l'arrivée de l'Ichneumon attire l'Araignée ; mais elle repart aussitôt. BIGNELL a aussi noté cette « fuite » de l'Araignée devant son ennemi. Il est probable que celui-ci dépose simplement son œuf, sans piquer puisque l'hôte survit très longtemps.

En somme, nos observations apportent diverses précisions aux faits déjà connus : l'accouplement était inconnu ; on ignorait également les différences dans la vitesse de la nutrition, et par suite dans l'état de la victime, entre la larve primaire et la larve secondaire ; on ignorait en outre le fait de la mue et celui que la larve primaire seule est directement fixée, la larve

secondaire se maintenant par l'intermédiaire de l'exuvie rejetée à l'arrière. Enfin, l'existence de l'orifice terminal du cocon n'avait pas été aperçue.

B. — *Polysphincta* sp.

Pour cette espèce, dont deux individus ont été recueillis à Saint-Affrique, tous deux sur une Clubione (*Clubiona phragmatidis* ?), nous avons pu faire diverses observations qui corroborent et complètent les précédentes.

Tout d'abord, il convient de remarquer que, dans les deux cas, l'hôte était une Araignée sans toile. La larve était fixée sur la ligne médiane de la partie postérieure déclive du céphalothorax ; elle s'étendait sur l'abdomen, également sur la ligne médiane, quand l'Araignée était en marche. Certaines positions de l'Araignée arrêtée déterminent la chute de la larve, à droite ou à gauche ; mais, aussitôt que la Clubione se remet en marche, une des pattes heurte le parasite et le redresse sur la ligne médiane.

Au moment de la capture ⁽¹⁾, l'Araignée est très active, très agile ; elle ne semble pas plus gênée par son parasite qu'elle ne gêne celui-ci. Quant à ce dernier, c'est une larve allongée, d'un blanc sale, comptant 13 segments ; les tubercules dorsaux sont peu visibles, mais nous les apercevrons ultérieurement, au moment de la construction du cocon.

Comme dans le cas précédent, nous avons pu constater la transformation presque subite de la larve. En l'espace d'une nuit, l'Araignée d'aspect normal, bien vivante est transformée en une loque vide, tandis que le volume de la larve a considérablement augmenté : la transformation s'est opérée entre 19 heures et 9 heures le lendemain. A ce moment, la larve filait déjà son cocon.

Nous avons pu, en outre, résoudre une question d'ordre général qui a son importance. Les Araignées infestées sont généralement des jeunes ; elles subissent donc des mues. Or, on sait que beaucoup d'hôtes, victimes de parasites externes,

(¹) 14 août 1918 pour l'une ; 17 août 1918 pour l'autre.

rejetent ceux-ci au moment des mues en même temps que l'exuvie. Les choses se passent-elle ainsi pour les Araignées infestées par les Polysphincta, ou bien ces Araignées infestées ne muent-elles pas? En fait ces Araignées muent, mais elles ne se débarrassent pas pour cela de leur larve parasite. Nous

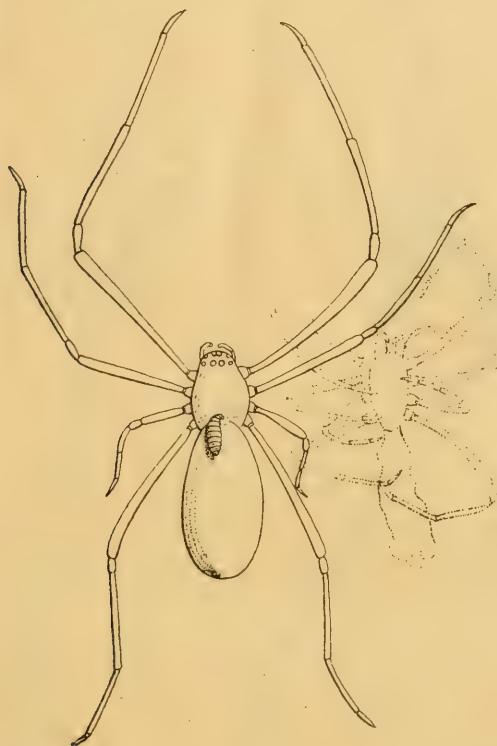


Fig. 10. — *Clubiona* sp. avec larve jeune de *Polysphincta* sp. L'Araignée vient de muer ; un fragment de mue reste fixé au point d'attache de la larve parasite.

avons, en effet, assisté à la mue de l'une des deux *Clubiones* ; l'exuvie est rejetée normalement, mais elle se déchire au point de fixation du parasite ; en ce point reste un petit fragment de cuticule. La figure 10 montre bien ce fragment sur lequel est accrochée la larve.

La construction du cocon diffère sensiblement de celle qui a été décrite plus haut, et le cocon lui-même a un aspect tout

autre. Ce n'est pas un tissu lâche, mais une trame serrée ; ce n'est pas un cône, mais un fuseau allongé, prismatique à

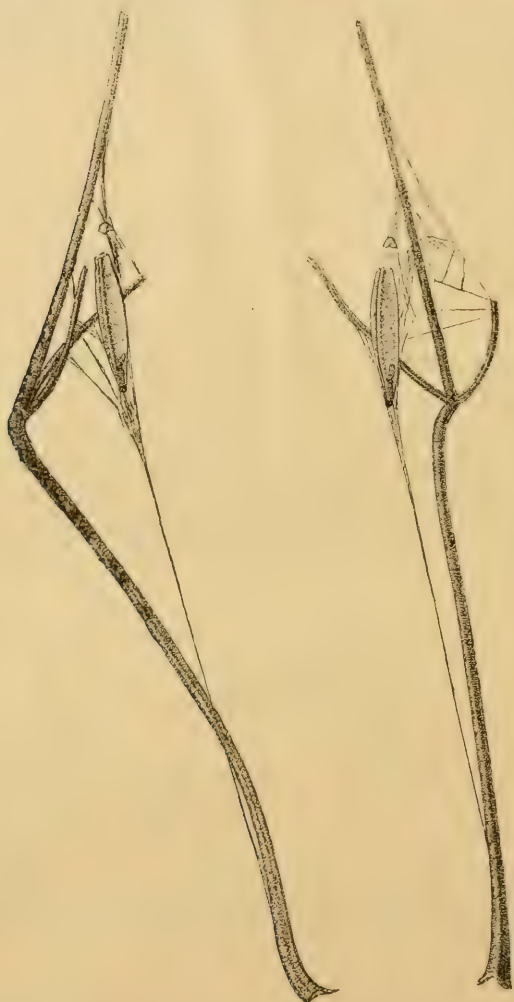


Fig. 41. — Cocon de *Polysphincta* sp., vu de deux côtés, après sortie de l'imago par l'extrémité supérieure.

4 pans, fixé à des fils tendus entre deux branches d'une tige du Fenouil sur lequel circulait la Clubione. La larve n'a donc aucun besoin d'une toile, comme nous l'avions précédemment observé pour *P. percontatoria* var. 2. De plus, la façon dont le

cocon est placé, sur des fils tendus, implique, de la part de la larve, de véritables déplacements en divers sens.

La confection du cocon ne demande guère plus de 48 heures. Sa forme régulière résulte de la manœuvre suivante, qui ne répond à aucun « besoin » spécial de la larve. Au début, le cocon est un fuseau à surface régulièrement courbe, dans lequel la larve pourrait s'allonger et s'étendre sans aucune difficulté. Mais dans ce fuseau la larve se tient recourbée; par suite, elle déforme le fuseau en déterminant deux dièdres, l'un correspondant à sa bouche, qui file, l'autre à la partie dorsale de la moitié postérieure du corps. La larve se trouve ainsi coïncée, immobilisée, et comme elle continue de filer, elle passe et repasse sur la même ligne correspondant au dièdre. Il en résulte que cette ligne devient un cordage épais et résistant. Lorsque, au bout d'un temps, la larve change de position, son dos se trouve tout naturellement maintenu dans l'angle formé, sa bouche détermine un angle directement opposé, qui est bientôt renforcé comme le précédent, de la même manière et pour la même raison. La larve se trouve alors dans une loge aplatie; elle se retourne encore, refoule les deux faces et détermine mécaniquement deux nouveaux dièdres, qu'elle fixe par le même procédé. Comme on peut le voir sur la figure 11, qui reproduit fidèlement le cocon, les quatre faces ne sont pas égales, ce qui veut dire que la larve refoule les deux parois d'une façon absolument quelconque et que rien ne l'incite à construire un cocon parfaitement symétrique. C'est la forme de cocon vue par PARFITT pour *Acrodactyla degener*.

Une fois le cocon terminé, la larve rejette ses excréments; mais nous n'avons pu assister à l'opération. Nous avons seulement constaté que la larve se tenait la tête en haut, le segment anal en bas et qu'elle rejetait ses excréments dans la partie inférieure du cocon où existe un orifice, situation évidemment plus normale que celle du *Polysphincta* précédent. Enfin, l'éclosion a lieu le 10^e jour, et l'imago sort par la partie supérieure (1).

(1) Nous n'avons pu assister à la sortie, mais l'examen des pièces indique que l'imago pratique une incision simple qui détermine le détachement d'une calotte.



Ces diverses observations, rapprochées de celles de nos devanciers appellent quelques réflexions.

Tout d'abord, on ne peut pas ne pas être frappé par les différences qui existent entre les cocons de l'une et l'autre espèce : Treillis lâche dans un cas avec une forme vague et très irrégulière, tissu à trame serrée avec forme géométrique dans l'autre cas. Et ces différences frappent d'autant plus que les deux larves sont très comparables pour l'ensemble de leur morphologie et de leur comportement; les nymphes elles-mêmes ont entre elles de très grands rapports de ressemblance, aussi bien que les imagos. Dès lors, en se plaçant au point de vue habituel, qui consiste à trouver l'utilité de toute disposition, on est bien obligé d'admettre que l'une et l'autre forme de cocon suffisent parfaitement à l'évolution de la nymphe, à l'éclosion de l'imago; aucune des deux, par suite, n'a sur l'autre une supériorité marquée, l'une n'est pas plus utile que l'autre; aucune des deux n'est donc nécessaire et de chacune on peut tout au plus dire qu'elle est suffisante.

Le cocon, quel qu'il soit, est construit de telle manière qu'il possède un orifice à l'une de ses extrémités. Pour l'une, c'est l'extrémité supérieure, pour l'autre, l'extrémité inférieure. Par cet orifice, la larve qui vient de s'enfermer rejette ses excréments; même, dans le cas où l'orifice se trouve à l'extrémité supérieure, le rejet des excréments est précédé d'un véritable travail d'acrobate de la larve. Disposition et comportement sont de nature à frapper vivement l'imagination des observateurs — voire des observateurs les plus prévenus — : tout ne se passe-t-il pas comme si la larve prenait le plus grand soin de la propriété de son cocon? L'analyse des particularités diverses des événements qui se suivent et quelques comparaisons conduisent à une appréciation tout autre. Les excréments rejetés sont extrêmement secs, au point qu'ils sortent parfois avec difficulté et provoquent chez la larve de vives contorsions; ils ne risquent guère de se putréfier; en fait ils ne se putréfient pas et pourraient rester dans le cocon sans aucun inconvénient; d'ailleurs, dans le cas de *Polysphincta* sp. ils y restent en partie. Ils y res-

tent aussi chez nombre d'autres Insectes, sans qu'il en résulte le moindre dommage. Au surplus, s'il était nécessaire, en vertu d'une finalité quelconque, que le cocon restât propre, ne voit-on pas que tout serait pour le mieux si la larve évacuait ses excréments *avant* de s'enfermer dans sa coque? Bien des larves procèdent ainsi. En définitive, nous assistons à un comportement extrêmement compliqué, mais rigoureusement inutile; les choses se passent ainsi, elles pourraient se passer autrement sans que le résultat final — la survie de l'individu — soit modifié.

Et cette complication devient tout à fait choquante quand on constate que l'orifice ménagé par la larve à l'une des extrémités de son cocon pourrait avoir une véritable utilité, qu'il pourrait acquérir la valeur d'une disposition prophétique, destinée à faciliter la sortie de l'imago. Certes, celui-ci possède une armature buccale qui lui permet de ronger son cocon et de sortir; néanmoins, nous l'avons vu, l'Insecte éprouve des difficultés et travaille au moins toute une journée avant de pouvoir prendre son vol: sa sortie ne lui serait-elle pas facilitée dans une certaine mesure s'il lui suffisait d'agrandir l'orifice qui existe à l'une des extrémités et ne vaudrait-il pas mieux que cet orifice ne soit pas obstrué par un chapelet d'excréments? Mais les circonstances mettent l'imago dans l'impossibilité d'utiliser cet orifice au moment de sa sortie. En effet, la partie antérieure de la nymphe est beaucoup plus volumineuse que celle de la larve dont elle provient et cette particularité empêche tout mouvement de rotation sur l'axe transversal. L'imago est obligé de ronger la partie du cocon qui se trouve à sa portée. Ainsi, un comportement impressionnant se résout, à l'analyse, en un comportement plus nuisible qu'utile; l'orifice qui persiste à l'une des extrémités du cocon n'est qu'une conséquence sans portée de la façon dont la larve file sa trame.

La morphologie de la larve appellerait diverses remarques soulignant une fois de plus cette notion, qu'il faut éviter de tirer des conclusions physiologiques d'une disposition anatomique. Arrêtons-nous simplement sur les tubercules dorsaux munis de crochets qui caractérisent les larves de *Polysphincta*. Lorsque les larves se déplacent sur la toile d'Araignée, après avoir

abandonné leur proie, les crochets jouent un rôle et semblent utiles pour favoriser la translation ; de même, au moment de la construction de la moitié supérieure du cocon, les crochets se fixent à la paroi déjà construite et maintiennent la larve. S'ensuit-il qu'il y ait une relation de cause à effet entre ces divers comportements et l'existence des tubercules munis de crochets ? Or, il est bien évident que la larve n'a aucun besoin de se déplacer sur la toile de l'Araignée qu'elle vient de vider, puisqu'elle construit son nid immédiatement à côté de sa victime. Du reste, il n'existe pas toujours de toile et précisément la larve de *Polysphincta* sp., qui tend des cordages entre des points fort éloignés l'un de l'autre, n'en a pas à sa disposition. Quant à la construction du cocon, il est trop facile de constater qu'un grand nombre de larves d'Hyménoptères, entièrement apodes et dépourvues de tout moyen de fixation, s'enferment dans un cocon où elles subissent leur métamorphose. *Polysphincta* sp. construit un cocon de dimensions considérables, par rapport à sa taille ; l'existence des crochets en est vraisemblablement la cause ; mais rien ne prouve que la nymphe ait besoin d'un logement si spacieux ; tout ce que nous savons permet de penser, au contraire, qu'un cocon plus petit remplirait le même office.

Ainsi, nous observons une série de dispositions et de comportements qu'une analyse un peu serrée révèle comme des complications, au moins inutiles.

Par contre, à un autre point de vue, le comportement des *Polysphincta* a une allure d'une simplicité remarquable et tout à fait suggestive quand on la compare à l'allure d'autres comportements. Le rapprochement avec les Pompiles s'impose notamment, puisque ces Hyménoptères poursuivent les mêmes proies et que leurs larves sont aussi des parasites externes. Les indications fournies par BIGNELL montrent que les *Polysphincta* poursuivent les Araignées, les capturent, pondent sur elles sans les paralyser et, probablement, sans les piquer. L'Araignée capturée finit par demeurer immobile, mais cette immobilisation résulte vraisemblablement d'un réflexe inhibiteur étudié par l'un de nous chez un grand nombre d'Arthropodes et les Araignées en particulier ⁽¹⁾ : il suffit que l'Araignée soit captu-

(1) Etienne RABAUD. L'immobilisation réflexe et l'activité normale des Arthropodes. *Bull. biol. fr. Belg.*, 1919.

rée d'une certaine manière ou fortement bousculée pour qu'elle cesse tout mouvement ; l'une et l'autre éventualité doit se réaliser suivant les circonstances. Toute piqure paralysante est donc fort inutile ; le *Polysphincta* pond et, la ponte effectuée, s'éloigne, laissant la larve livrée à elle-même. Ce comportement ressemble à celui de tous les Ichneumonides, à celui d'un grand nombre de Diptères ; bien mieux, il ressemble au comportement de tous les animaux qui déposent leurs œufs sur le substrat qui les attire, sans se livrer à aucune manœuvre spéciale. Le résultat n'en est pas mauvais, puisque les *Polysphincta* persistent et se multiplient ; les risques courus par leurs larves ne sont pas plus nombreux que les risques courus par les larves d'autres Insectes. Et notamment ils ne sont pas plus nombreux que les risques courus par les larves de Pompiles dont la naissance et le développement sont précédés des manœuvres compliquées que l'on sait. Non seulement le Pompile poursuit l'Araignée, mais il la paralyse, puis la transporte dans un terrier creusé au préalable, et l'enferme dans ce terrier après avoir pondu. La manœuvre comprend ainsi plusieurs temps, elle est infiniment complexe. De sa complexité, les observateurs concluent à sa nécessité et ils admirent cet instinct prévoyant qui assure à la larve une chair toujours fraîche et un abri très sûr. Or, poursuivant les mêmes proies, les *Polysphincta* ont, si l'on peut dire, résolu le même problème d'une manière beaucoup plus simple : la chair est toujours fraîche puisque l'hôte demeure vivant et actif, toute l'énergie qu'exige le transport d'une victime et le creusement d'un terrier est complètement économisée, et les risques courus sont exactement ceux que court l'Araignée elle-même ; sont-ils plus nombreux ou moins que ceux que court une larve dans un terrier ? l'appréciation est difficile à établir ; mais on peut affirmer que les dangers d'inondation, de bouleversement, d'écrasement qui menacent un terrier sont loin d'être négligeables.

Le parallèle qui s'établit ainsi entre Sphégiens et Ichneumons tourne finalement à l'avantage de ces derniers ; il mène à considérer comme vraiment inutile tout ce qui, dans le comportement du premier, fait suite à la capture de l'Araignée. Et cette conclusion se trouve d'ailleurs directement confirmée par les faits eux-mêmes. Outre les faits exceptionnels, rappelés par

ADLERZ, relatifs à des Araignées qui, guéries de la piqure d'un Pompile, ont néanmoins conservé leur parasite vivant, il est des Pompiles qui, d'une façon normale, se bornent à pondre sur une Araignée, tout comme les *Polysphincta*. Toute complication disparaît ainsi du comportement; et par là même, ressort son inutilité, pour ne pas dire plus.

Telles sont les principales réflexions que suggèrent les observations ci-dessus relatées. Leur portée générale n'a pas besoin d'être soulignée. Elle ressort d'elle-même, au surplus, pour quiconque observe et compare, cherchant à dégager, par une analyse serrée, la valeur propre des faits.

AUTEURS CITÉS

- ADLERZ. — 1910. Stekellarver som ytterparasiter påfritt kringströfwande spindlar (*Ent. Tidsk*, vol. 31, p. 37).
- BIGNELL. — 1898 The Ichneumonidae (Parasitic Flies) of the South of Devon (*Trans. of the Devonshire Assoc. f. Adv. of Science*, vol. XXX, p. 458).
- BIRO. — 1884. Pokon elösködö darazs (*Rovartani Lapok*, 1^{re} année, p. 209).
- BLACKWALL. — 1842. (Report on the 12 meeting of the British Association. Ar. held at Manchester, 1842, p. 68) On parasites of spiders.
- BLACKWALL. — 1843. (*Ann. and Mag. of Nat. Hist.*, t. XI, p. 1). On parasites of spiders.
- BOIE. — 1846. Entomologische Beiträge (*Stettin entom. Zeit.*, 1846, p. 242).
- BORRIES. — 1889-90. Om Ilvepselarver som Ektoparasites paa frit omstrej-fende Edderkopper (*Entom. Meddeleser.*, Bd. 2, p. 151).
- BRISCHKE. — 1877. Hymenopterologische Notizen (*Deutsche Ent. Zeit.*, XXI, p. 285).
- CUSHMAN. — 1913. Biological notes on a few rare or little known parasitic hymenoptera (*Proc. ent. soc. Washington*, XV, p. 153).
- DE GEER. — 1771. Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes, t. II, partie II.
- DILLWYNN. — 1829. Memoranda relating to Coleopterous Insects found in the neighbourhood of Swansea).
- FITCH. — 1882. External parasites of spiders (*The Entomol.*, XV, p. 164).
- GIARD. — 1894 a. Sur une larve d'Hyménoptère parasite d'une arachnide du genre Epeire (*Bull. Soc. ent. France*, 1894).
- GIARD. — 1894 b. Sur quelques parasites des Araignées (*id.*).
- HOWARD. — 1893 (*Ent. Soc. of Washington*, II, p. 290).

- KARSCH. — 1898. Zur Ethologie der Ichneumonidengattung Polysphincta Gray (*Entom. Nachrichten*, XXIV, p. 348).
- LABOULBÈNE. — 1858 Histoire d'un Ichneumonide parasite des Araignées (*Pimpla Fairmairei*). *Ann. Soc. ent. France*, 3^e série, t. VI, p. 797.
- LICHTENSTEIN. — 1919. Notes biologiques sur les hyménoptères méditerranéens (1^{re} note) (*Bull. Soc. ent. France*, p. 147).
- MORLEY. — 1908. Ichneumologia Britannica. The Ichneumons of Great Britain. Pimplinae.
- PARFITT. — 1881. List of Devonshire Ichneumonidae (*Trans. Devon. Assoc.*).
- PICKARD CAMBRIDGE. — 1881. The Spiders of Dorset.
- SHANNON. — 1913. Epimecis Wiltii Cres. and its host (*Proc. ent. soc. Washington*, XV, p. 162).
- SCHMIEDECKNECHT. — 1906-08. Opuscula Ichneumologica. III. Pimplinae.
- SNELLEN VAN VOLLENHOVEN. — 1870 (*Tijdschr. voor Entom.*, XIII, p. 17).
- WALKENAER. — 1837. Histoire naturelle des Insectes aptères (t. I, p. 175).
- WESTWOOD. — 1840. Introduction to the modern classification of Insects, p. 143, t. II.
- WESTWOOD. — 1869 (*Trans. Ent. Soc. London*, p. 1).
-

Dr JAN TUR
Professeur d'Anatomie Comparée
à l'Université de Varsovie.

LA CARDIOCÉPHALIE

(nouvelle forme de monstruosité embryonnaire)

ET LA

MORPHOGENÈSE DE LA « FOVEA CARDIACA »

(Avec 4 planches doubles.)

I

L'étude des anomalies qui apparaissent dans le développement du système nerveux des Vertébrés supérieurs est encore bien loin de nous présenter un tableau complet et bien documenté des déviations les plus graves, des monstruosités principales, dont ce système peut devenir le siège. Il est bien probable que nous le devons aux mêmes causes qui ont tant retardé, jusqu'ici, le développement des études tératogéniques en général, malgré leur rôle si important pour la solution de nombreux problèmes morphologiques. Parmi ces causes, on doit souligner surtout le manque de matériaux, dont la récolte exige une quantité parfois immense d'embryons d'un animal donné, fixés à des stades divers de leur développement. Quant aux Vertébrés amniotes, c'est dans l'embryogénie d'Oiseaux seulement qu'on peut chercher un matériel suffisamment abondant, et plus ou moins facile à obtenir, aussi que *relativement* facile au point de vue des manipulations techniques qu'il exige.

Or, surtout dans les dix à quinze dernières années, on peut constater dans la littérature courante que l'intérêt pour les études sur l'embryogénie des Oiseaux s'affaiblit bien sensiblement, et cela non seulement en ce qui concerne les stades

jeunes de leur développement, comme par exemple la période « gastruléenne » (à vrai dire si peu encore étudiée, malgré tant de travaux consacrés à ce problème, mais le traitant d'une façon si divergente !), mais aussi tous les autres stades... « Étudier de nouveau pour la centième fois le développement du Poulet m'a paru une tâche peu prometteuse », écrivait en 1893 B. LWOFF dans la préface à son mémoire si remarquable (1) sur le développement de la corde dorsale et du mésoderme... Et justement, vers ce temps-là et dans les problèmes soulevés par cet auteur, il y avait tant à faire et à refaire dans l'embryogénie du Poulet, et il en reste encore tant jusqu'à l'heure actuelle ! Je suis porté à croire que l'opinion absolument fausse sur l'embryologie des Oiseaux en tant que « mine exploitée et épuisée » est la cause principale de l'abandon des études dans ce domaine, et, partant, de l'insuffisance des études tératogéniques, dont le matériel s'accumule presque toujours par voie indirecte, au cours des études, dirigées en vue du développement « normal ».

En analysant la littérature tératogénique concernant les anomalies du système nerveux, littérature disséminée d'une façon si incommode dans les journaux de spécialités si diverses, (et dont l'étude d'ensemble, d'ailleurs assez peu approfondie, se trouve dans les articles d'E. SCHWALBE, de H. JOSEPHY et de P. ERNST dans la *Morphologie der Missbildungen* (2) rédigée par E. SCHWALBE) — en comparant les données si inégalement réparties, on peut arriver à conclure que, parmi les formes diverses du développement anormal du système nerveux des embryons de Vertébrés, s'accroissant dès ses stades les plus jeunes, on ne peut établir que *deux* formes typiques *principales* : l'Omphalocéphalie et la Platyneurie. Tous les autres types tératogéniques concernant le système nerveux n'étant, en somme, que des variations spéciales, ou bien des conséquences ultérieures de l'une ou de l'autre de ces anomalies principales, et ceci se rapporte également à l'Ourentérie (RABAUD, 3), et peut-être même à l'Entérotélie (TUR, 4). On pourrait aussi, à la rigueur, considérer comme une troisième forme principale monstrueuse, ces cas inusités de « neuromérie » précoce qui ont été pris par HILL (5) et LOCY (6) pour l'expression des différenciations morphologiques normales et essentielles, quoi-

que masquées dans le développement ordinaire, et que je n'hésite pas à compter parmi les anomalies indubitables, bien que légères et facilement régularisables.

On sait que l'Omphalocéphalie consiste en une croissance anormale de l'encéphale de l'embryon dans l'intérieur de son intestin, suivie de la formation du cœur *au-dessus* de la tête; et la Platyneurie, en un étalement en surface, dans le sens transversal, de la plaque nerveuse, incapable, au début au moins, de se fermer en un tube médullaire clos. Il est, d'ailleurs, à remarquer que ces deux anomalies : l'Omphalocéphalie et la Platyneurie s'expriment *surtout* dans les malformations des ébauches du système nerveux, mais que toutes les deux tiennent à des modifications beaucoup plus profondes, survenant dans le développement de *tout* le complexe embryonnaire, pris dans son ensemble : le système nerveux est le système le plus atteint et d'une manière particulièrement facile à voir.

Dans ce travail, j'ai en vue de présenter l'étude d'une anomalie nouvelle, liée surtout aux malformations spécifiques du système nerveux et que j'ai découverte dans les embryons d'Oiseaux vers les stades succédant à 30-48 heures d'incubation (du Poulet). J'ai nommé cette monstruosité *Cardiocéphalie*, vu que l'un de ses traits les plus caractéristiques — parmi ceux qui sont visibles à l'examen *in toto* — est la position de l'ébauche cardiaque *en avant* de l'extrémité antérieure de l'encéphale de l'embryon, ce qui produit l'impression d'un cerveau coiffant le cœur ; — on sait que d'une façon analogue la tête de l'embryon omphalocéphalien se coiffe de l'endoderme intestinal...

J'ai mentionné les premiers cas de Cardiocéphalie que j'ai rencontrés — toujours dans des conditions normales d'incubation — dans une note très courte (sans résumé français) insérée dans les *Mémoires du XI^e Congrès des Médecins et Naturalistes Polonais à Cracovie en 1911* (7). Puis, un cas très curieux de la même anomalie a été trouvé, en 1917, par M. S. Potworowski dans le Laboratoire de Zoologie de la Société des Sciences de Varsovie, dont j'étais alors directeur ; ce cas était étudié sur des coupes transversales, et non longitudinales, comme mes premiers cas, ce qui a permis à l'auteur d'établir les relations très curieuses qui peuvent avoir parfois lieu entre l'intestin céphalique et les ébauches cardiaques (8).

Dans ma note préliminaire de 1911, j'ai caractérisé les embryons cardiocéphaliens, comme apparaissant en général sous un aspect bien normal, « sauf la région antérieure du cerveau, le cœur, et l'intestin céphalique. C'est que les ébauches cardiaques sont ici déplacées d'une façon anormale vers l'avant, de sorte qu'elles se trouvent *en avant* de la tête de l'embryon, en la dépassant très sensiblement. L'intestin céphalique, également repoussé en avant d'une façon très accentuée, touche à peine, par son bord postérieur, le bout céphalique du cerveau. Celui-ci, comme rejeté de force en arrière, montre dans sa région antérieure un repli anormal, remontant sur le côté dorsal, et dirigé vers l'arrière.

« Sur les coupes longitudinales de tels embryons, on peut constater que l'anomalie en question consiste en une élévation inusitée vers le haut de la partie antérieure du plancher de l'encéphale; grâce à cela les ébauches cardiaques et l'intestin céphalique paraissent être repoussés passivement vers l'avant ».

« Quoique, au premier coup d'œil, les embryons atteints de Cardiocéphalie paraissent ressembler à des Omphalocéphaliens, nous avons bien réellement affaire à deux types tératogéniques tout à fait différents l'un de l'autre. Tandis que le point de départ de l'Omphalocéphalie est la croissance anormale de la tête de l'embryon dirigée à l'intérieur de son intestin, dans la Cardiocéphalie, on voit le processus plutôt contraire, à savoir l'inflexion de la partie antérieure du cerveau vers le haut et en arrière; le déplacement du cœur et de l'intestin céphalique paraît être ici un phénomène secondaire ».

Les embryons cardiocéphaliens qui ont servi de texte à ma note préliminaire (dont je viens de donner ici une traduction textuelle) se rapportaient tous à des stades évolutifs assez jeunes, qui ne montraient notamment que les premiers linéaments du cœur et de l'intestin céphalique. Dans ces stades, qu'on devrait considérer comme les stades initiaux de la formation de la monstruosité elle-même, se dessinent les caractères les plus fondamentaux, les plus *primitifs* de la configuration tératogénique essentielle. Dans les stades plus avancés, quand nous avons affaire à la complication progressive, bien naturelle, des relations morphogéniques, due aussi bien à la différenciation des ébauches préalablement formées qu'à l'apparition des

nouvelles, ces configurations primitives peuvent subir même une certaine éclipse, presque un effacement, apparent au moins. Cela n'exclut point la possibilité, d'autre part, de l'apparition de relations nouvelles, parfois non moins caractéristiques, pour la monstruosité donnée et *pour ces stades nouveaux*, que les configurations primitives. Ceci pourrait bien se rapporter au cas de Cardiocéphalie décrit par M. Potworowski (8, pages 77-80 du texte français). C'était un embryon incubé pendant 61 heures; rien d'étonnant alors que, bien qu'il ne possédât que 9 paires de protosomites seulement (ce qui doit être, sans aucun doute, considéré comme l'expression d'un « arrêt de développement » spécial), — néanmoins le degré évolutif atteint par son cerveau et son cœur, — aussi bien que par son intestin céphalique — présentait beaucoup plus de complications organogéniques que dans mes premiers cas de la même anomalie. Ainsi donc, la définition de la Cardiocéphalie, donnée par Potworowski, comme celle d'une « monstruosité... consistant en ce que l'œsophage s'accroît dans l'intérieur du cœur, situé d'une manière anormale en avant de l'encéphale, (l. cit. » pages 78-79) se rapporte à l'observation de stades beaucoup moins jeunes que ceux de mes observations antérieures, appuyée sur un fait nouveau et très intéressant. D'autre part, Potworowski n'a pas pu constater dans son cas de « courbure du bord antérieur du cerveau vers le haut et vers l'arrière, ce qui, d'après Tur, détermine la formation de la Cardiocéphalie » (*ibid.*, p. 79). Il me semble qu'on peut envisager cette contradiction — apparente probablement — à deux points de vue. C'est que, dans le cas de Potworowski, qui correspond à un stade évolutif beaucoup plus avancé que ceux que j'ai décrits, la courbure de l'encéphale, qui s'infléchit primitivement en haut et en arrière, a été masquée secondairement par l'accroissement de toute la tête et les plissements de l'encéphale contraint à se développer dans un espace trop restreint (vu que cet encéphale ne pouvait pas s'accroître vers l'intestin céphalique et le cœur, placés en avant de la tête); à moins que, ce qui me paraît être moins probable, je ne me sois trompé en prenant cette courbure anormale de l'encéphale pour un trait essentiel de ce type monstrueux. J'ajouterai que l'aspect *in toto* de l'embryon décrit par Potworowski (8, planche III, microphoto-

graphie 17 et 18) suggère plutôt l'existence d'une telle courbure, laquelle a été ensuite masquée par d'autres plissements du cerveau, jusqu'à devenir méconnaissable sur les coupes *transversales*, les coupes longitudinales éclaircissant beaucoup mieux les aspects de ce genre. Mais, même si l'inflexion encéphalique en question ne *jouait* point un rôle prépondérant dans le mécanisme formatif de la Cardiocéphalie, celle-ci serait une forme spéciale d'anomalie, dépendant non seulement d'un développement primitivement monstrueux des ébauches cérébrales, mais aussi d'une disposition également primitivement anormale de celles du cœur, de l'intestin céphalique, et de la transposition de la *fovea cardiaca*. Mais, dans ce cas même, je croirais utile de conserver le terme de « Cardiocéphalie » que j'ai proposé, ne serait-ce que pour accentuer son analogie plus ou moins frappante avec l'Omphalocéphalie.

Au cours de ce travail, je me propose de présenter la description des cas les plus importants que j'ai recueillis pendant les derniers dix ans, en procédant toujours par la fixation d'un très grand nombre d'œufs incubés dans les conditions normales. Le nombre de cas obtenus de la sorte indique que l'anomalie en question doit compter parmi les plus rares, ce qui nous explique qu'elle n'ait encore été mentionnée nulle part. L'étude de ce matériel montrera que les formes de la Cardiocéphalie sont assez variées, que ses aspects aux stades évolutifs divers sont non moins variables, et en outre que parfois certaines configurations des embryons atteints de monstruosité ne sont justement pas comparables à la Cardiocéphalie, mais peuvent l'imiter jusqu'à provoquer une méprise complète... Ces formes « imitatrices » offrent quelquefois un intérêt appréciable, car elles contribuent à nous faire préciser mieux les caractères typiques de la Cardiocéphalie vraie. Nous aurons à constater aussi que la Cardiocéphalie peut bien parfois, quoique non exclusivement, apparaître dans les embryons frappés d'autres anomalies, par exemple de Platyneurie, ce qui ne se répercute d'ailleurs pas sur ses traits fondamentaux, sinon pour les rendre, au contraire, plus explicites. Enfin, nous verrons que l'anomalie embryonnaire en question fournit des données d'une grande valeur pour l'étude du mécanisme évolutif normal des ébauches

telles que l'intestin céphalique et la *fovea cardiaca*, dont les connexions intimes échappent à l'analyse des embryons normaux : une telle application à l'embryogénie normale présente bien un des buts qu'on doit se proposer dans chaque étude tératogénique.

II

Le premier cas de Cardiocéphalie a été trouvé par moi en mars 1907, dans une série d'œufs provenant de jeunes Poules primipares. D'abord, je fus porté à y voir un cas de stade très jeune d'Omphalocéphalie, mais mon excellent ami et confrère Er. RABAUD, après avoir examiné la microphotographie *in toto* de cet embryon, m'indiqua que si la tête vient buter contre l'ébauche cardiaque il s'agissait, peut être, d'un type nouveau de monstruosité. J'ai publié alors (9) une très courte description de ce monstre dans une note à la Société philomathique, en me réservant de revenir encore à son sujet. C'est l'étude des coupes sériées qui m'a amené ensuite à constater la justesse de l'observation d'Er. RABAUD.

En effet, l'embryon en question s'est montré comme représentant un des stades les plus précoces du développement de la Cardiocéphalie, où les caractères essentiels de cette anomalie se précisent assez nettement pour être strictement définis. C'est bien une phase évolutive où les ébauches cardiaques apparaissent suffisamment accentuées pour qu'on puisse saisir ses relations avec la région antérieure du cerveau, comme déjà établies et décidées. C'est pour cela que je prends ce cas pour point de départ de mes considérations ultérieures, au moins quant à la configuration principale des ébauches en jeu, laquelle peut ensuite devenir le terrain de modifications et complications multiples qui partent toutes de ce stade initial et décisif.

Notre microphotographie 1 (planche IX) représente la vue *in toto* de cet embryon, à un grossissement de 18 diamètres ; sa tête et l'ébauche cardiaque sont représentées à un grossissement plus fort sur la microphotographie 2. La durée de l'incubation était de 46 heures ; le diamètre total du blastoderme mesurait 27 millimètres. L'aire vasculaire avait des contours et

des dimensions normaux. L'aire transparente mesurait 0 mm. 506 et 0 mm. 32 ; dans sa région droite, on voit les ilots sanguins qui y pénètrent. La longueur du corps de l'embryon était de 3 mm. 44 ; il était pourvu de cinq paires de protosomites bien distincts et sa structure était bien normale à l'exception de la région antérieure de l'encéphale, contractant des relations inusitées avec les ébauches du cœur. Comme on le voit, surtout sur notre microphotographie 2, les bourrelets cérébraux, en voie de différenciation nettement accusée, sont ici — dans leur partie antérieure — brusquement courbés vers leur côté dorsal et repoussés vers l'arrière, grâce à quoi ils forment ici comme un repli fort opaque recouvrant la partie antérieure de la terminaison céphalique de l'embryon.

L'ébauche cardiaque est représentée par deux germes veineux, s'unissant vers la région médiane, et qui adhèrent très fortement de l'avant à la tête déformée de l'embryon. L'ensemble de ces détails vus *in toto* donne l'impression que l'ébauche du cœur, placée trop à l'avant, a exercé une pression mécanique sur l'encéphale, en provoquant ainsi son incurvation vers le haut et vers l'arrière. Vu l'opacité de la préparation à cet endroit, due à la superposition des lames cérébrales repliées sur elles-mêmes, on n'a pu pas discerner à l'examen *in toto* les contours de l'intestin céphalique ni de la *fovea cardiaca*.

Cet embryon a été étudié ensuite sur une série de coupes longitudinales, dont les plus importantes sont représentées sur les microphotographies 3, 4 et 5 de la planche IX. La première correspond à l'endroit situé dans la partie droite de l'embryon, au niveau où la région céphalique s'infléchit asymétriquement à droite, en déviant suivant une étendue assez considérable de l'axe longitudinal du corps. Comme nous le voyons, cette coupe a passé par le milieu de l'ébauche cérébrale, dans sa région la plus avancée ; en comparant cette coupe aux voisines, on voit qu'elle correspond également à la région strictement médiane de l'ébauche de l'intestin céphalique et du pharynx, aussi bien qu'à celle de la *fovea cardiaca*, quoique, grâce au déplacement de la tête de l'embryon vers la droite, cette coupe n'intéresse pas les régions thoraciques du germe.

L'ébauche cérébrale, non encore transformée en tube ni

vésicule, est représentée par une gouttière assez large, aux parois épaisses de 50 μ environ. La région du futur *prosencephalon* se présente sous l'aspect d'une vaste vésicule non fermée, dont le diamètre intérieur atteint 160 μ environ. Le plancher et les côtés de cette vésicule sont arrondis, son plafond, non fermé vers le haut, est formé par la paroi de la plaque nerveuse antérieure, anormalement infléchie vers le haut et puis vers l'arrière. Cette plaque se recourbe en arrière à angle presque droit avec sa partie élevée en haut et s'étire suivant une étendue de 160 μ , pour s'amincir ensuite en passant à la couche de l'ectoderme extra-neural, dont l'épaisseur diminue progressivement d'arrière en avant de 40 μ à 10 μ . Il est à remarquer que cette couche ectodermique adhère très étroitement, par sa surface inférieure, à la région renversée en arrière de l'encéphale anormal. De même, elle recouvre, en y adhérant fortement, la partie antérieure de l'ébauche de l'intestin céphalique. L'ensemble suggère l'idée que cette couche extra-neurale et l'ectoderme ont subi une tension mécanique assez forte, provoquée par la région antérieure de l'encéphale qui l'étire vers l'arrière...

En corrélation avec cette configuration anormale de l'ébauche cérébrale, la région de l'intestin céphalique, elle aussi, a subi des déplacements et déformations, de concert avec la *fovea cardiaca* et le pli ectodermique sous-céphalique. Tout ce complexe de formations embryonnaires s'est trouvé transposé anormalement vers l'avant et vers le haut, de sorte que la ligne perpendiculaire, tangente à la limite antérieure de l'encéphale, passe en bas, à l'arrière de l'entrée de l'intestin céphalique... Celui-ci prend, sur la coupe en question, l'aspect d'une vésicule arrondie, rétrécie à son entrée, mais dans sa partie supérieure (ou antérieure, proprement dite), fortement élargie, de sorte que le diamètre de cet élargissement vésiculiforme mesure jusqu'à 100 μ , ce qui est bien anormal, car, ordinairement, cette ébauche est très fortement aplatie dans le sens dorso-ventral. Quant à sa structure, il est à signaler que la couche endodermique, dont cette ébauche est constituée, présente vers son entrée dans l'invagination de l'intestin la structure d'une mince lame endodermique ordinaire, composée d'une seule rangée de cellules, fusiformes sur les coupes,

épaisse de 5 μ seulement ; mais, déjà à une distance de 100 μ environ de la dite entrée de l'intestin, cette lame s'épaissit considérablement, jusqu'à 30 μ , et ses éléments se disposent en palissade, à grands axes tournés perpendiculairement au plan de la couche. L'épaisseur de cette paroi de l'intestin céphalique s'amincit ensuite vers le niveau de la *fovea cardiaca* (plus près du côté ventral de celle-ci), jusqu'à 20 μ et puis repasse graduellement à l'endoderme ordinaire, propre aux régions périphériques de l'embryon. En comparaison avec la disposition et le comportement normaux de l'endoderme dans l'ébauche ordinaire de l'intestin céphalique, nous sommes frappés ici par un déplacement très accentué vers l'arrière du niveau où apparaît l'épaississement de la couche ectodermique, typique pour les parois *antérieure* et *ventrale* de cet intestin. Car d'ordinaire (pour nous documenter à cet égard nous n'aurons qu'à consulter les dessins si scrupuleusement exécutés de l'*Atlas d'Embryologie* bien connu, de M. DUVAL (10), par exemple, fig. 203, pl. XIII, fig. 226, pl. XIV, fig. 235 et 236, pl. XV, aussi bien que les figures 270 et 271, pl. XVI), la couche composant la paroi dorsale de l'ébauche de l'intestin céphalique conserve, presque jusqu'au bout antérieur de cette invagination, la structure de l'endoderme aplati, d'un seul rang de cellules, tandis que son épaississement caractéristique ne commence que depuis le bout céphalique du repli, surtout dans le stade si jeune. D'autre part, toute la paroi *ventrale* de l'intestin céphalique a l'aspect de l'épithélium en palissade qui conserve cette structure, même en s'épaississant un peu encore, vers le niveau de la *fovea cardiaca*, en ne reprenant l'aspect d'éléments aplatis que passé ce niveau-là. En comparant les microphotographies 3 et 4 avec les configurations normales de l'ébauche pharyngienne, on a l'impression que — en corrélation avec l'infléchissement anormal vers l'arrière de la partie antérieure du cerveau de notre embryon — l'ébauche de l'intestin céphalique a subi un déplacement vers le haut, accompagné par un *déplissage* spécifique, de sorte que son fond s'est redressé et sa couche ventrale s'est trouvée secondairement incurvée et repoussée vers le haut... Ainsi le fond arrondi de l'intestin céphalique qui, sur les microphotographies 3 et 4, est situé presque sur le même niveau horizontal que sur la surface

supérieure de l'encéphale rejeté en arrière, correspond en réalité à la paroi aplatie, ventrale, de l'intestin ordinaire...

Simultanément avec un tel déplacement et défiguration de l'intestin céphalique, sa région supérieure (ou plutôt une partie de cette région supérieure avec le fond et une partie de la région ventrale qui sont ici déplacés d'une façon anormale) adhère très étroitement à la surface inférieure de l'ébauche cérébrale. Notons que dans les embryons normaux — entre l'encéphale et la partie dorsale de l'intestin céphalique — se trouve un espace assez vaste rempli d'ordinaire par des éléments nombreux de mésoderme. Dans notre cas anormal, nous ne trouvons qu'une quantité très restreinte de cellules mésodermiques qui se disposent en une couche très mince, comme aplatie par les deux ébauches serrées l'une contre l'autre, celle du cerveau et du pharynx ..

En corrélation, au moins apparente, avec le déplacement de l'intestin céphalique vers l'avant et vers le haut, et avec le « déplissage » qui s'ensuit, se trouve également le déplacement correspondant de la *fovea cardiaca* elle-même et du pli de l'ectoderme sous-céphalique. La *fovea cardiaca*, longue de 40 μ environ, contient dans son intérieur des amas mésodermiques, peu nombreux encore, et le pli de l'ectoderme extra-embryonnaire qui la délimite vers l'avant forme ici un angle aigu très accentué; il est donc évident que la *fovea* même n'a subi aucun « déplissage » secondaire, malgré qu'elle se soit trouvée, avec tout le complexe cardiaque, dans un endroit insolite, fortement repoussé en avant du germe. On pourrait conclure de là que les processus morphogéniques localisés dans l'ébauche cardiaque comme telle — ne subissent, en général, aucune modification essentielle, ce que nous laissait entrevoir déjà l'examen *in toto* de cette région.

La coupe représentée sur notre microphotographie 4 correspond à un niveau situé plus à gauche, c'est-à-dire qui passe par l'axe du corps de l'embryon, en laissant à droite le plan médian de la tête et du cœur, vu le déplacement de ces deux ébauches vers la droite. Nous constatons ici, en général, les mêmes relations que sur la coupe précédente, sauf que l'on voit ici, d'une façon encore plus accentuée, l'adhésion *extrêmement intime* de l'ectoderme extra-neural, fortement

épaissi dans cet endroit, et qui se prolonge vers l'avant du pli renversé de l'encéphale, à la paroi anormale de ce cerveau et à la surface supérieure de l'intestin céphalique refoulé vers le haut. Juste en commençant à la limite entre les deux ébauches vésiculeuses (de l'encéphale et de l'intestin), l'épaisseur de l'ectoderme qui les recouvre s'amincit considérablement et acquiert alors le caractère de l'ectoderme périphérique typique. Dans la *fovea cardiaca*, nous trouvons ici — comme en général sur les coupes latérales à ce stade — les amas mésodermiques plus forts que sur la coupe précédente, et parmi eux, on peut déjà distinguer la région différenciée en veine omphalo-mésentérique.

L'ensemble des coupes décrites, relatives au stade si précoce et bien typique du développement de la monstruosité cardio-céphalienne, nous présente l'essence même de cette anomalie qui consiste, avant tout, en déplacement inusitée de l'ébauche cérébrale et celle du cœur. Le trait fondamental de ce processus est le déplacement du fond de la région antérieure de la gouttière cérébrale, en un point où devrait se former le prosencéphale en haut et en arrière. Ainsi, il se forme une sorte de plafond anormal au-dessus d'une vésicule cérébrale incapable de se fermer; ce plafond est homologue du fond réel de la vésicule antérieure. En même temps, avec un tel repli en arrière de la partie antérieure de l'ébauche cérébrale et, selon toute évidence, en corrélation très intime avec ce processus, il se produit un déplacement très sensible vers l'avant, de tout l'intestin céphalique, accompagné par la *fovea cardiaca* et par le pli de l'ectoderme sous-céphalique correspondant à celle-ci. Le caractère de tout ce déplacement est tel qu'il se passe ici une sorte d'un *déplissage* secondaire du pli primitif de l'intestin céphalique; à la suite de ce processus, les relations des parois de cet intestin avec l'ébauche cérébrale subissent des modifications assez graves, qui consistent surtout en un raccourcissement de cette partie de l'intestin, qui est formée de son côté dorsal par une mince couche endodermique.

Tout en n'approfondissant point — pour le moment — les problèmes touchant le *primum movens* de cette anomalie spéciale, ni ceux du mécanisme intime des déplacements survenant dans la région antérieure des embryons atteints de la

Cardiocéphalie (surtout les corrélations entre l'anomalie du cerveau et celle de l'intestin céphalique et du cœur), je dois remarquer qu'à part la région où se déroule le processus cardiocéphalique, tout le reste de l'embryon, avec son aire vasculaire, se développe ici d'une façon parfaitement normale. A vrai dire, le degré général du développement de cet embryon paraît être un peu en retard, eu égard à la durée de l'incubation ; mais de tels retards appartiennent bien à la catégorie de variations individuelles assez fréquentes, tout à fait compatibles avec des régulations parfaites au cours du développement intérieur. C'est bien grâce au caractère en général bien normal de tout cet embryon — sauf l'anomalie spécifique de sa région antérieure — que le type essentiel du processus tératogénique n'est pas tout à fait facile à saisir. Car souvenons-nous que le repli cardiocéphalique de la partie antérieure de la plaque nerveuse, repli dirigé en haut et en arrière, s'est produit ici au stade où le processus de la transformation de la plaque nerveuse en gouttière cérébro-spinale est assez avancé. D'autre part, cette transformation s'accomplit, en principe, plutôt dans la région cérébrale que dans celle de la moelle — et ainsi, bien naturellement, *chez les embryons par ailleurs normaux*, le processus cardiocéphalique doit être fatalement masqué, dès son origine, par le processus simultané de la formation de la gouttière et des vésicules cérébrales normales.... Car il est, à vrai dire, très difficile de se rendre compte lequel des replis des parois de l'ébauche cérébrale dépend uniquement du processus cardiocéphalique, et non de celui de la formation normale de la gouttière nerveuse.... Il est également très difficile de se prononcer sur la question de savoir si l'inflexion de la région antérieure du fond de la plaque nerveuse vers le haut et vers l'arrière — si caractéristique pour la Cardiocéphalie — est un processus survenant au cours d'une déviation dans le mécanisme ordinaire de la fermeture de la gouttière cérébro-spinale et n'apparaissant qu'au cours de cette fermeture, comme sa modification anormale spéciale ? Car on peut aussi supposer que cette inflexion cardiocéphalique est un phénomène tout à fait autonome, indépendant de la fermeture du tube nerveux ou de l'élévation vers le haut des parois de la gouttière cérébro-médullaire.... La simultanéité de ces deux processus, à savoir

la formation normale du cerveau et le commencement de l'évolution cardiocéphalique complique très sensiblement l'analyse du processus essentiel de la Cardiocéphalie, quand celui-ci survient chez des embryons, d'ailleurs normalement constitués.

Cette analyse devient, au contraire, beaucoup plus accessible dans les cas où l'un de ces deux processus, à savoir celui de la fermeture normale du tube cérébral, subit un arrêt complet, ce qui ne peut avoir lieu que dans un cas exceptionnellement heureux : d'une coexistence des deux anomalies à la fois (la Cardiocéphalie et la Platynurie). L'apparition simultanée de ces deux types tératogéniques est absolument admissible *a priori* et — comme nous allons le constater — elle peut bien exister en réalité. Alors les tableaux qui y apparaissent jettent une lumière très instructive sur le caractère essentiel du processus cardiocéphalique.

L'anomalie que j'ai désignée sous le nom de Platynurie consiste, comme on le sait (11; 12, 13), en une croissance de la plaque nerveuse de l'embryon dans le sens transversal, perpendiculaire à son axe céphalo-caudal. De même, à cette différenciation dans le sens transversal sont soumis les rangées de protosomites, l'ébauche cardiaque, aussi bien que le réseau de la circulation vitelline. La plaque nerveuse platynurique, en s'étendant anormalement vers les côtés, ne montre d'abord ordinairement (au moins dans les périodes précédant la moitié du troisième jour d'incubation) aucune tendance à se fermer par la voie ordinaire en un tube céphalo-rachidien clos. Ainsi, tout le complexe nerveux reste, pendant de longues périodes, sous l'aspect d'une masse de matériel neuro-ectodermique largement étalée en surface, suivant toute son étendue, sans exception pour la région céphalique. Or, si une telle plaque nerveuse largement étalée pouvait compliquer dans sa partie antérieure l'anomalie de Cardiocéphalie, alors il ne ferait plus de doute que le point de départ de ce processus ne saurait être quelque modification spéciale de l'infléchissement normal des bords de la plaque nerveuse ordinaire, survenant au cours du développement habituel du cerveau. Nous aurions la preuve irréfutable de l'existence d'un processus tératogénique spécial et indépendant, apparaissant sans aucun lien avec les replis ordinaires liés avec la formation du tube

encéphalique, et présentant une forme nouvelle et bien spécifique de la morphogenèse anormale.

Nous donnons ci-dessous la description d'un embryon atteint justement à la fois d'une Platyneurie bien typique et d'une Cardiocéphalie non moins caractérisée. Il est à ajouter que cette dernière a apparu ici dans sa forme la moins compliquée, et se prêtant le mieux à la compréhension des caractères essentiels de ce type tératogénique spécial.

L'embryon de Poulet platyneuro-cardiocéphalique, obtenu d'un œuf incubé pendant 33 heures, est représenté *in toto* sur nos microphotographies 6 et 7 de la planche IX. Son blastoderme avait ses contours normaux; l'aire vasculaire, anormalement élargie — comme toujours chez les monstres platyneuriques (12) — mesurait 3 mm. 6 en longueur et autant en largeur et sa structure générale conservait encore le caractère primitif, parablástico, aux anastomoses peu nombreuses du réseau vasculaires, malgré le sinus terminal déjà fortement accentué. L'aire transparente, aux contours piriformes, était longue de 2 mm. 8 et large de 2 mm. 1 — 1 mm. 5. Dans son centre se trouvait l'embryon sensiblement platyneurique, long de 2 mm. 55, y compris sa ligne primitive très fortement épaissie. La plaque nerveuse platyneurique, largement étalée en surface, était large de 0 mm. 57 à 0 mm. 65 vers sa région antérieure et accompagnée de 5 paires de protosomites, très sensiblement élargis dans le sens transversal, quoique pas encore atteints de fragmentation schistopoiétique. Vers l'avant de la plaque nerveuse étalée, se dessine, en se prolongeant en arrière, une région fort opaque de substance de la même plaque, refoulée vers l'arrière suivant une étendue de 0 mm. 23 et divisée en deux excroissances légères, suivant la ligne médiane de sa partie postérieure. En avant de cette région, on aperçoit les contours de l'intestin céphalique qui se prolonge suivant l'axe du corps de l'embryon à 0 mm. 15. Dans les limites de cet intestin, on voit, *in toto*, l'ébauche cardiaque, en forme de vésicule ovale et élargie, aux dimensions de 0 mm. 08 et 0 mm. 21.

Cet embryon fut débité en coupes longitudinales dont deux sont représentées sur les microphotographie 8 et 9 de la planche IX. La première se rapporte à une coupe située près du

plan axial de l'embryon, la seconde à celle du bord extérieur de la plaque platyneurique, où cette plaque montrait *in toto*, des épaisissements longitudinaux très prononcés.

La microphotographie 8 donne un aspect très typique de la monstruosité cardiocéphalique, *simplifiée* par l'apparition simultanée de la Platyneurie. La plaque nerveuse étalée en surface, épaisse de $55\ \mu$ environ — dans sa région céphalique — s'infléchit vers le haut et puis en arrière, en formant un pli homogène pourvu d'une fente intérieure longue de $120\ \mu$ et haute de $3-8\ \mu$. La longueur de cette région de la plaque nerveuse repliée en arrière est de $170\ \mu$. A son bout antérieur (dirigé en arrière) commence immédiatement la couche de l'ectoderme extra-neural, composé d'éléments bien typiques, et épais de $26\ \mu$ à $10\ \mu$.

Toute la région de l'intestin céphalique de cet embryon, avec celle de la *fovea cardiaca*, a subi un déplacement très typique vers l'avant, en corrélation immédiate avec l'infléchissement cardiocéphalique de l'ébauche cérébrale. Ici, de même que dans le cas précédent, l'entrée de la cavité de l'intestin céphalique est située au niveau de la ligne verticale menée du coude de l'infléchissement vers l'arrière de la plaque nerveuse, de sorte que toute la région de l'intestin s'est trouvée sensiblement *en avant* du bout céphalique de l'embryon. La lumière de l'intestin céphalique ne s'élargit point vers sa partie antérieure, comme chez l'embryon précédent, mais conserve le caractère d'un repli en forme de poche, long de $160\ \mu$, dirigé vers l'avant et en haut à un angle de 45° environ (par rapport au niveau de la plaque nerveuse), et haut de $10\ \mu-12\ \mu$. Même dans ce cas, l'épaississement de la couche endodermique, caractéristique pour la paroi ventrale de l'ébauche du pharynx, commence vers la moitié de longueur de sa paroi *dorsale*, où l'épaisseur de cette couche passe assez brusquement de $4\ \mu$ à $16\ \mu$, tandis que, suivant la partie ventrale de cette ébauche, son épaisseur atteint jusqu'à $18\ \mu$.

Sur la même coupe, nous voyons le repli centripète de l'ectoderme « sous-céphalique », qui s'arrête à $100\ \mu$ environ en n'atteignant point le niveau antérieur de la tête de l'embryon. Dans la *fovea cardiaca* on voit nettement l'ébauche du cœur.

Par opposition avec l'aspect offert par l'embryon précédent,

il faut remarquer un éloignement assez considérable de la couche endodermique de la région supérieure de l'intestin céphalique de la surface ventrale de l'ébauche cérébrale, ainsi que la présence d'éléments mésodermiques nombreux, disséminés de façon normale entre ces deux ébauches. En général, à part l'adhérence étroite de la partie médiane de l'ectoderme extra-neural à la région renversée de la plaque platyneurique, nous n'avons ici à souligner aucun détail qui pourrait témoigner de l'existence d'une pression ou tension mécanique quelconque, provoquée par le repli survenu dans la partie antérieure de l'encéphale. Ainsi, il n'y a pas lieu de supposer qu'il y ait eu translation purement *mécanique* de la région de l'intestin céphalique et du cœur vers l'avant...

Enfin, sur notre microphotographie 9, planche IX, nous avons la coupe longitudinale près du bord extérieur de la plaque platyneurique du même embryon. L'aspect de ce bord est justement inverse de celui des aspects précédents, car dans la partie céphalique de cette plaque, on voit ici l'infléchissement *vers le bas* de l'ébauche nerveuse, qui pénètre, accompagné par une portion de l'ectoderme extra-neural, *au-dessous* de la masse principale de la plaque platyneurique. On conçoit facilement que cette disposition n'a aucun rapport immédiat avec la monstruosité cardiocéphalique ; elle ne représente qu'un détail assez intéressant et fréquent, propre au développement des Platyneures. Car, contrairement à ce qu'on pourrait supposer en se basant sur l'analyse de cet embryon *in toto* — où l'on voit suivant les deux bords extérieurs de la plaque platyneurique, dans sa région pré-protosomitale, les épaisissements longitudinaux symétriques — ces épaisissements ne représentent nullement de traces d'une régulation tardive du tube nerveux (par exemple de sa fermeture tentée, mais non achevée), mais, au contraire, ce sont les expressions des replis bien caractéristiques ⁽¹⁾, formés par les bords externes de la plaque pla-

(1) Cet infléchissement de la partie périphérique de la plaque nerveuse des Platyneuriens, *au-dessous* de la plaque massive d'ébauches nerveuses étalées, paraît bien témoigner que l'anomalie platyneurique elle-même ne saurait être aucunement le résultat de l'action d'une pression mécanique quelconque, par exemple exercée de la part de la masse vitelline sur la surface ventrale de l'embryon, et l'étalant ainsi en surface, comme le suppose notamment HESSELE (14). Cela nous fait admettre, au contraire, que nous avons à faire ici à un dévelop-

tyneurique et qui pénètrent au-dessous de la masse nerveuse centrale. Sur les coupes situées encore plus à l'extérieur que celle de la microphotographie 9, on constate que ces replis s'étendent suivant toute la moitié antérieure de l'embryon. Quant à la question soulevée du rapport de l'anomalie cardiocéphalique et des processus accompagnant la fermeture plus ou moins normale de la plaque nerveuse en un tube, le fait d'un infléchissement, en bas du bord de la plaque platyneurique, d'un embryon atteint en même temps de Cardiocéphalie nous prouve définitivement que le processus cardiocéphalique n'a rien de commun, quant à son essence même, avec les déviations simples du processus menant à la formation du cerveau et de la moëlle. Car nous voyons bien que la Cardiocéphalie peut se prononcer même dans les cas où l'ensemble des ébauches nerveuses, non seulement ne montre aucune « tendance » à suivre les voies normales du développement (le relèvement des bords vers le haut), mais subit des malformations dans le sens diamétralement opposé... Nous voyons ainsi que *le recul en arrière de la région antérieure de l'encéphale des monstres cardiocéphaliques présente un phénomène évolutif tout à fait spécial, tout à fait indépendant des autres processus morphogéniques qui surviennent dans la formation des ébauches nerveuses.*

III

Dans les deux cas de Cardiocéphalie que nous venons de décrire, nous avons relevé les caractères les plus essentiels et typiques de cette nouvelle forme tératogénique. Nous avons vu les embryons dans lesquels le type évolutif de cette anomalie s'est accentué d'une façon précise et nette, et, en même temps, les groupes principaux d'ébauches qui entrent en jeu et n'ont pas encore subi les complications inévitables qui doivent fatalement surgir, au cours de l'organogenèse, dans les stades

peinent *spontané*, spécifique, orienté vers les côtés de l'ébauche axiale. Car, si la Platyneurie pouvait provenir réellement d'une pression extérieure quelconque, la même pression aurait également empêché l'infléchissement *en bas* des bords de la plaque nerveuse s'accomplissant forcément contre l'action du facteur comprimant, quoique dans une direction opposée à celle de la fermeture normale du tube nerveux.

plus avancés. Ces deux cas nous serviront ainsi de point de départ, aussi bien dans nos recherches sur le sort ultérieur des embryons atteints de Cardiocéphalie, que dans les considérations sur les stades antécédents présumés du développement de cette anomalie.

En partant de l'examen des stades donnés de Cardiocéphalie, on serait porté à admettre deux possibilités différentes quant au sort ultérieur de la région céphalique des embryons atteints de cette anomalie. Ainsi, dans les cas présumés d'une « tentative » de formation des vésicules cérébrales normales aux dépens des régions de l'ébauche nerveuse situées en arrière de la partie renversée, antérieure, on peut admettre la possibilité d'un replissage secondaire de cette région anormale, suivi d'une régulation de tout le complexe céphalique, jusqu'au rétablissement des relations presque normales... D'autre part, la partie renversée de la plaque nerveuse peut bien garder cette position anormale, et alors elle pourrait même continuer sa croissance inusitée vers l'arrière. Dans le second cas, il ne saurait être, évidemment, question d'une régulation quelconque de la tête de l'embryon si profondément modifiée, et nous aurons plutôt à prévoir des complications très graves dans l'ensemble céphalique, dont l'accroissement normal et toutes les différenciations seraient définitivement entravés par la présence d'une « plaque cardiocéphalique » surplombant le reste de l'ébauche cérébrale.

De ces deux alternatives, c'est bien la *seconde* qui se réalise dans les stades ultérieurs de Cardiocéphalie. C'est ce que nous prouve la structure d'un embryon représenté sur nos microphotographies 10, 11, 12 et 13 de la planche X.

Sur la première de ces microphotographies, nous voyons la région antérieure d'un embryon de Poule, incubé pendant 40 heures et atteint d'anomalies multiples, d'une importance secondaire, accompagnant la Cardiocéphalie bien nettement accusée. Malgré cette circonstance que la durée de l'incubation est ici plus brève que dans le premier des cas précédemment décrits, l'habitus général du corps embryonnaire, et surtout celui de son système nerveux, révèle un stade beaucoup plus avancé. L'aire vasculaire de cet embryon s'est développée d'une façon bizarrement asymétrique : elle mesurait 6 millimè-

tres en longueur du côté droit, et 4 mm. 8 seulement du côté gauche. Le sinus terminal s'est néanmoins tout à fait nettement dessiné suivant les deux bords externes latéraux ; par contre, il faisait défaut dans la région caudale de l'aire vasculaire. La « région didermique », située en avant de la tête de l'embryon, accusait les contours sensiblement asymétriques, grâce à l'excroissance centripète du rempart parablástico pénétrant vers le milieu de cette région de son côté gauche. Le corps même de l'embryon, y compris l'ébauche cardiaque située *en avant* de sa tête, était long de 3 mm. 15, dont 1 mm. 2 de la ligne primitive. La gouttière nerveuse, déjà très fortement prononcée suivant tout son trajet, aux bords latéraux partout surélevés, montrait dans la région moyenne du corps une largeur normale (de 0 mm. 145), en s'élargissant vers la tête jusqu'à 0 mm. 29. Les protosomites étaient, par contre, très faiblement développés : on n'en voit ici que quatre paires, à peine distinctes, comme en voie de désagrégation. Vers la région du nœud de HENSEN, c'est-à-dire dans la région antérieure de la ligne primitive dépourvue de gouttière, est situé un « bouchon » ectodermique opaque, long de 0 mm. 084 et large de 0 mm. 072.

La tête de cet embryon accusait une Cardiocéphalie bien typique, car en avant de la gouttière médullaire fortement élargie se dessinait la masse opaque du cerveau déformé d'une façon caractéristique où déjà, à l'examen *in toto*, on pouvait constater que sa région antérieure a subi un déplacement typique vers l'arrière. Toute cette masse sombre mesurait 0 mm. 44 en largeur et jusqu'à 0 mm. 335 en longueur. L'ébauche de l'intestin céphalique et celle du cœur étaient déplacées si loin vers l'avant qu'entre leur limite postérieure et le bord antérieur de la masse cérébrale s'est formée une fente transparente bien distincte. L'intestin céphalique avait les contours d'un croissant, aux cornes tournés vers l'arrière, long (suivant l'axe de l'embryon) de 0 mm. 6, et de 0 mm. 78 d'envergure des cornes. La largeur de la partie moyenne de cet intestin était de 0 mm. 18.

Sur la série de coupes longitudinales, dont la médiane est représentée sur notre microphotographie 11, on voit que nous avons ici affaire à un cas de Cardiocéphalie évidente, compli-

quée par un développement plus avancé (en comparaison avec les stades des cas précédents) des régions du cerveau situées en arrière de la « plaque cardiocéphalique ». Quant à cette plaque elle-même, elle conserve exactement le même caractère que dans les deux cas précédents, sans subir aucunes modifications appréciables. C'est pour cela que ce terme de « plaque cardiocéphalique », vu la constance des caractères de la région renversée en arrière du cerveau des Cardiocéphaliens, doit être proposé comme désignant une formation morphologique bien déterminée et constante (dans les cas typiques, au moins).

Ainsi, cette plaque cardiocéphalique conserve sur la coupe de la microphotographie 11 une position strictement horizontale, c'est-à-dire sa position primitive, comme nous le pouvons supposer en nous basant sur l'étude des stades plus précoces de la même anomalie. Elle va d'avant en arrière suivant une étendue de 270 μ , jusqu'à la rencontre du bord antérieur de la gouttière médullaire, avec laquelle elle ne s'unit pas, tout en la touchant. La partie inférieure de la plaque cérébrale, située au-dessous de la plaque cardiocéphalique renversée, était séparée de celle-ci par une fente étroite (de 10 μ de hauteur environ), ce qui témoigne d'un refoulement assez fort de toute cette région vers le haut. En corrélation, dans une certaine mesure, avec ce phénomène se trouve ici un comportement inusité de l'*ectoderme extraneural* dans toute la partie céphalique de notre embryon : immédiatement en arrière du bord antérieur de la partie renversée (c'est-à dire postérieure, à proprement parler) de la plaque cardiocéphalique, cet ectoderme forme un pli *double*, pénétrant très loin, qui longe le bord antérieur de l'ébauche cérébrale et puis s'insinue, en se dirigeant en arrière et un peu en haut, en faisant un angle insignifiant avec le niveau de l'embryon, jusqu'au bout postérieur (désigné sur la microphotographie par une croix) de la partie inférieure de la plaque nerveuse qui constitue ici le plancher de la cavité délimitée en haut par la plaque cardiocéphalique. Ainsi, ce pli ectodermique extra-neural pénètre dans la tête de l'embryon suivant la même étendue que celle de la pénétration vers l'arrière de la « plaque cardiocéphalique ». Immédiatement au-dessus du bout postérieur de ce pli, nous voyons sur la

même microphotographie une région de la substance nerveuse désagrégée ; il est à noter qu'un tel repli ectodermique double, pénétrant si loin dans l'intérieur de l'embryon, n'apparaît que sur une série bien restreinte de coupes, exclusivement vers la région médiane de l'encéphale. Vers les côtés, comme nous le voyons sur la microphotographie 12 qui correspond à un niveau plus latéral, ce repli devient moins profond, en ne s'accroissant que par une échancrure vers son niveau supérieur, en avant de la tête de l'embryon. Dans le même endroit se rétablit la continuité entre la plaque cardiocéphalique et les autres parties du cerveau, interrompue vers le niveau décrit, par la dissociation pathologique localisée. Comme on le voit sur la microphotographie d'une telle coupe latérale, l'encéphale de notre monstre commence à se transformer en vésicules, dont l'homologie avec les vésicules cérébrales normales présente des difficultés assez graves... Entre autres, l'excroissance vésiculaire arrondie, naissant du côté ventral du cerveau, ne peut avoir rien de commun avec la vésicule optique, tout en ayant l'apparence. D'ailleurs, tout l'aspect de cet encéphale, et surtout sa désagrégation localisée, liée avec l'amoncellement de granulations détritiques, témoigne de l'impossibilité d'une régulation efficace des processus évolutifs, si profondément modifiés : ainsi l'homologation exacte d'une part, entre ces vésicules, ou, proprement parlant, entre les *replis* du cerveau cardiocéphalique, dus, probablement, à des différences individuelles possibles, survenant dans la longueur de la plaque cardiocéphalique, et d'autre part les composants d'un cerveau embryonnaire normal, reste sans aucune valeur appréciable.

Quant à l'ébauche cardiaque et l'intestin céphalique de cet embryon, nos microphotographies des coupes confirment à tous les égards les relations que nous avons signalées d'après l'examen *in toto*. Le déplacement de toute cette région vers l'avant et la distance entre elle et le bord antérieur de la tête de l'embryon sont ici encore plus accentués que dans les deux cas précédents de la même anomalie. La ligne verticale, tangente au bord frontal du système nerveux, passerait à une distance de 30 μ en arrière de l'entrée de l'intestin céphalique. Ainsi, nous voyons qu'à cet égard aussi, dans les stades plus avancés du

développement de la Cardiocéphalie, on ne constate aucuns des phénomènes de régulation qui pourraient neutraliser le déplacement si prononcé de la *fovea cardiaca* vers l'avant. Tout au contraire : les relations anormales qui se sont établies dès le commencement se confirment de plus en plus, en accentuant toujours leur direction tératologique...

Quant à la structure des parois de l'intestin céphalique, nous trouvons sur les coupes médianes (microphotographie 11) des relations qui s'approchent assez des normales : la région dorsale de cet intestin n'est épaissie que de 4-5 μ environ, tandis que son épaississement plus prononcé (jusqu'à 34 μ) se trouve surtout vers son côté ventral. Sur les coupes latérales, où les dimensions de cette fente s'agrandissent, l'épaisseur de l'endoderme de la paroi supérieure de l'intestin devient plus considérable.

Enfin, il est à remarquer que la longueur de l'intestin céphalique — qui conserve ici, comme dans les cas précédents, sa position anormale de 45° environ par rapport au plan horizontal du germe — ne dépasse pas 160 μ dans la région médiane de cet ébauche. Ainsi, il ne s'est produit ici, malgré un stade évolutif assez avancé, aucun étirement de cette ébauche en longueur; peut-être même est-elle réduite. Il semble donc que l'intestin céphalique des Cardiocéphaliens dérive déjà *ab origine* d'un « arrêt de développement » assez sensible.

Il se peut bien, tout de même, que cet affaiblissement de la croissance en longueur de l'ébauche de l'intestin céphalique se trouve en certaine corrélation avec un phénomène particulier et inusité, que nous n'avons pas encore observé dans les cas précédents de Cardiocéphalie. Dans notre dernier embryon (à comp. la microphotographie 11) l'ectoderme situé en avant de l'intestin céphalique a sa surface dorsale parfaitement plane et comme tendue : *ici manque totalement le pli de l'ectoderme sous-céphalique qui devrait délimiter en avant la FOVEA CARDIACA*. Si nous comparons ce fait avec celui de la croissance simultanée, très forte, d'un autre pli ectodermique qui délimite vers l'avant le cerveau anormal de l'embryon et pénètre à l'intérieur de ses ébauches nerveuses, justement suivant la direction de l'avant vers l'arrière, nous arriverons facilement à la conclusion bien justifiée que *ce pli s'enfonçant dans la tête*

même de l'embryon, dans une région située en arrière de l'intestin céphalique et de l'ébauche cardiaque est un homologue parfait du pli de l'ectoderme sous-céphalique. Ce dernier pli, en se formant dans le cas donné à sa place normale par rapport à l'encéphale de l'embryon, s'est formé, par contre, d'une façon sensiblement hétérotopique par rapport à la FOVEA CARDIACA et à l'intestin céphalique...

Donc, grâce au processus cardiocéphalique, se sont établies de toutes nouvelles corrélations évolutives, bien différentes des normales, et par cela même pouvant jeter une certaine lumière sur l'essence de ces relations normales ! L'infléchissement de l'avant à l'arrière, suivant le côté ventral du cerveau de l'embryon, qui s'accomplit dans l'ectoderme sous-céphalique, *n'est point* — au cours d'une morphogenèse anormale décrite — un processus correspondant à la formation simultanée du repli endodermique de l'intestin céphalique. Ce dernier repli, dans l'ontogenèse normale, forme, comme on le sait, la *fovea cardiaca*, en concurrence, apparemment nécessaire, avec le repli correspondant de l'ectoderme sous-céphalique. Dans notre cas, on voit bien que l'intestin céphalique, renfermant l'ébauche cardiaque dans son anse postérieure, peut bien se former dans tous ses détails, même malgré l'absence complète du repli ectodermique qui devrait gagner le même endroit en poussant de l'avant. *Ce pli ectodermique paraît accomplir son rôle morphogénique dans cette région par un infléchissement vers l'arrière, après avoir contourné la partie antérieure du cerveau de l'embryon.* Dans notre cas anormal, le pli de l'ectoderme sous-céphalique s'est *croisé* en divergeant — avec l'ébauche de l'intestin céphalique poussée trop loin en avant et continuant à s'accroître vers une région tout à fait inusitée — vers l'intérieur du cerveau anormalement replié et cabossé. Ce fait ne s'est néanmoins répercuté immédiatement ni sur le développement du pharynx lui-même, ni sur celui des ébauches cardiaques, — à ce stade au moins.

Comme nous l'avons déjà remarqué, dans les régions latérales de la tête de notre embryon, le pli ectodermique anormal commence à se raccourcir, en ne se prononçant que par une inflexion relativement peu profonde, survenant dans la paroi dorsale de l'ectoderme. Il est à souligner que, justement à ces

niveaux, dans l'ectoderme situé *en avant* de l'intestin céphalique, commence à s'accroître un pli spécial se dirigeant vers l'arrière, comme pour rejoindre l'ébauche de l'intestin céphalique. Sur la coupe représentée par la microphotographie 13, ce repli atteint jusqu'à 60 μ en profondeur. Sur la même coupe, nous apercevons encore le bord du repli de l'ectoderme sous-céphalique, profond de 80 μ , de sorte que nous avons ici *deux replis à la fois*, éloignés l'un de l'autre de 0 mm. 3, dont celui d'arrière représente le repli de l'ectoderme sous-céphalique proprement dit, formé dans un endroit hétérotopique — et celui d'avant — beaucoup moins développé, — devrait être considéré comme l'expression d'un *effort régulateur retardé*. Ce phénomène de nature régulatrice, provoqué par l'absence du pli normal de l'ectoderme sous-céphalique — lequel pli s'est formé à un autre endroit — tend à former, *de noviter*, un repli beaucoup plus petit que normalement et *qui s'oriente par rapport aux ébauches de l'intestin et du cœur, et non à celle de l'encéphale*. Il est néanmoins évident que ce repli, servant de *remplaçant*, ne représente qu'une formation rudimentaire, dont le sort ultérieur quand au développement *efficace* d'une *fovea cardiaca* et de ses annexes normales, paraît être assez douteux.

Il est curieux qu'un tel pli « remplaçant » n'apparaît que vers les régions latérales de la tête de l'embryon, c'est-à-dire à un endroit où, dans le cas donné, l'intestin céphalique lui-même est mieux développé que dans la région médiane, et où l'ébauche cardiaque est aussi de plus grandes dimensions. Il n'est point inadmissible qu'un certain état évolutif de l'intestin antérieur et du cœur produise une influence corrélative sur l'ectoderme périphérique, en y provoquant des différenciations spécifiques, comme dans les observations bien connues d'ET. RABAUD (15) sur les connexions entre la vésicule optique se développant à un endroit anormal et la différenciation correspondante d'une ébauche du cristallin, naissant d'une région de l'ectoderme périphérique, qui s'est trouvé par hasard vis-à-vis de cette vésicule... Ici et là, le rôle d'un facteur morphogénique (« formative Reiz ») agissant sur une couche ectodermique ordinairement inactive dans cette direction, serait joué par la formation, au sein des régions plus profondes de l'embryon, d'une telle ébauche (ou d'un complexe d'ébauches, quand il

s'agit de l'intestin et du cœur des Cardiocéphales) laquelle a besoin, en général, d'intervention complémentaire du feuillet externe.

Il est, d'ailleurs, bien évident, surtout après l'examen des tableaux que nous venons de décrire, que le repli sous-céphalique de l'ectoderme ne représente point une formation secondaire, au caractère d'un replissement *passif*, provoqué mécaniquement par l'accroissement vers l'avant de la tête de l'embryon, s'élevant au-dessus de la surface du blastoderme. Au contraire, c'est bien le résultat d'une pénétration *active* de cette région de l'ectoderme, en vue du *stomodaeum*, qui devra se former aux dépens de cette région.

Mais, d'où vient réellement ce « facteur morphogénique » qui provoque la formation d'un repli typique de l'ectoderme sous-céphalique ? Est-ce de la région antérieure de l'encéphale, dont la surface est contournée par cette couche ectodermique avant qu'elle ne se dirige vers le bas et en arrière, pour former le pli antérieur de la *fovea cardiaca* ? Ou est-ce bien cette dernière ébauche qui sert d'*intimum movens* ? Cette dernière hypothèse paraît même être plus vraisemblable, vu que le pli ectodermique commence à se diriger en arrière de l'ébauche cérébrale déjà avant la fermeture définitive de celle-ci en formation vésiculeuse close et se prolonge strictement en plan parallèle à l'ébauche endodermique de l'intestin.

Les relations que nous avons constatées dans notre dernier cas de Cardiocéphalie semblent témoigner de ce que les corrélations de cet ordre sont de nature *double*, et que, justement, les deux ébauches internes, c'est-à-dire la limite antérieure de l'encéphale, et le pli endodermique de l'intestin avec le cœur puissent, quoique, peut-être, à un degré inégal, jouer le rôle d'un « facteur morphogénique » par rapport à l'ectoderme capable de former le pli sous-céphalique. En effet, nous avons vu que le pli ectodermique de la microphotographie 11, après avoir contourné la surface antérieure du cerveau, commence à se comporter comme s'il se dirigeait ensuite vers l'ébauche cardiaque, inexistant dans cet endroit, et en pénétrant dans une région aux caractères morphogéniques d'un tout autre ordre. Ainsi, la présence de la partie antérieure de l'encéphale paraît suffire au comportement « morphesthétique » (NOLL, DRIESCH)

du pli ectodermique, lequel s'accroît, à part cela, à l'aveugle, dans une direction tout à fait anormale et inusitée, mais correspondant, il est vrai, à un en droit ordinaire des différenciations qui s'accomplissent normalement au-dessous de la surface ventrale du cerveau.

Le pli antérieur, visible sur la microphotographie 13, s'est formé, comme nous l'avons indiqué plus haut, tout à fait de nouveau, indépendamment du pli postérieur, mais en corrélation morphogénique *exclusive* avec la seule ébauche de l'intestin céphalique et du cœur. Ce dernier complexe est donc *aussi* capable de provoquer des différenciations corrélatives correspondantes dans la couche ectodermique, et ces différenciations portent un caractère sensiblement régulateur, *en apparaissant malgré la présence d'un second pli ectodermique, situé plus en arrière*. Ainsi donc, la signification formative (« Prospective Bedeutung » de H. DRIESCH) de l'ectoderme qui ne donne au cours du développement ordinaire qu'un seul pli, orienté en même temps suivant le trajet du bout antérieur du cerveau et la position de l'ébauche de l'intestin et du cœur, n'épuise point toute la « puissance formative » (« Prospective Potenz ») de toute la surface de l'ectoderme pré-céphalique. Cette dernière, comme nous l'avons vu, est bien capable de produire, en cas de besoin, provoqué par une hétérotopie anormale de l'ébauche intestino-cardiaque, un second pli, même à un endroit où justement cette région de la couche ectodermique devrait former, au cours du développement normal, une ébauche de proamnios.

D'autre part, dans le cas où le pli principal de l'ectoderme sous-céphalique se forme en corrélation avec l'ébauche intestino-cardiaque — si anormalement transposée vers l'avant que ce pli doit se trouver loin de son emplacement ordinaire — dans la région antérieure de la limite de l'encéphale peut se former encore un autre pli accessoire, plus petit que le premier. Ce sont les relations que nous voyons sur notre microphotographie 8, planche IX, où, chez le second des embryons décrits dans ce travail, l'ectoderme extra-neural, avant de contourner comme une couche mince le pli de l'intestin céphalique repoussé vers le haut, donne une invagination pénétrant entre cette ébauche de l'intestin et la paroi antérieure

de l'encéphale et profonde de 20 μ dans la direction verticale. C'est, sans aucun doute, un phénomène de même nature que le pli très profond de la microphotographie II, mais à cette différence près, que là, le pli plus petit (en arrière) paraît être une formation secondaire apparue par voie de régulation spécifique, car le plissement principal de l'ectoderme s'est ici produit dans la région pré-cardiaque.

Cette faculté indubitable de l'ectoderme pré-céphalique d'une réaction double vis-à-vis des « facteurs morphogéniques » agissant de la part du bout antérieur de l'encéphale et de celle de l'ébauche intestino-cardiaque, que nous avons constatée par notre analyse précédente, présente un exemple très curieux de la possibilité d'établir une telle analyse morphologique sur les phénomènes d'ordre purement tératologique. Au cours du développement normal, quand, suivant l'excellente expression d'ET. RABAUD, « chaque ébauche vient à sa place », l'enchevêtrement des facteurs morphogéniques, procédant des ébauches particulières, apparaissant simultanément et s'entrecroisant sans fin, aboutit à un tel degré de complication qu'il devient très difficile — sinon impossible — de déchiffrer leurs corrélations par la voie d'une observation immédiate. Les anomalies spontanées peuvent ainsi servir parfois — et cela a justement lieu dans les cas de Cardiocéphalie — à introduire l'élément analytique par une disjonction, par une sorte d'*espacement* des ébauches qui évoluent ordinairement l'une à côté de l'autre en exerçant une influence morphogénique réciproque si difficile à saisir... Une tel isolement des ébauches voisines — spontané dans les cas tératologiques — serait bien irréalisable à l'aide de n'importe quelle méthode en usage dans l'embryologie expérimentale. Même en n'approfondissant point la question des causes immédiates qui engendrent l'anomalie cardiocéphalique elle-même, et qui nous échappent, avouons-le, totalement, (car nous n'aurons à émettre à ce propos que des hypothèses plus ou moins vagues) nous devons néanmoins constater que les relations qui peuvent apparaître au cours du développement de la région céphalique des embryons atteints de cette anomalie — et surtout les relations entre la couche ectodermique et l'ébauche de l'intestin céphalique — présentent un exemple très instructif du fait que les conformations tératologiques prou-

vent l'existence d'une échelle beaucoup plus large des possibilités formatrices (dans les cas donnés, enfermées dans l'ectoderme pré-céphalique), que celle qui nous est révélée dans le rôle formatif ordinaire des ébauches embryonnaires.

IV

Dans les chapitres précédants, nous avons décrit les faits les plus saillants de Cardiocéphalie, nous avons caractérisé le type tératogénique lui-même et posé quelques-uns des problèmes que soulève l'étude de ce matériel intéressant. Ces faits étaient bien les plus typiques, ceux, où l'anomalie apparaît avec ses caractéristiques précises et incontestables. En examinant mon abondante collection de jeunes embryons d'Oiseaux, j'ai rencontré plusieurs autres cas de Cardiocéphalie qui n'étaient point — au premier coup d'œil — aussi caractéristiques que ceux qui viennent d'être décrits, mais présentaient néanmoins les caractères principaux de cette forme monstrueuse. J'en mentionnerai quelques-uns, afin de montrer, d'une part sous quelles apparences la Cardiocéphalie peut se montrer *in toto*, en affectant parfois un aspect bien différent des cas typiques, et d'autre part les anomalies secondaires et surajoutées à la monstruosité principale dont elles modifient l'aspect extérieur.

Un des exemples d'un Cardiocéphalien dont l'identité est assez difficile à établir d'après le seul examen *in toto* est représenté sur la microphotographie, 14 pl. X. Nous voyons ici, à un grossissement assez fort, la partie antérieure d'un embryon de Poule incubé pendant 48 heures environ. La constitution générale du blastoderme était relativement normale, celle de son aire vasculaire montrait quelques particularités d'ordre secondaire, curieuses, par elles-mêmes, mais ne sortant nullement du cadre des variations régularisables au cours du développement ultérieur du germe. Ces variations consistaient d'abord en un accroissement assez faible de l'aire vasculaire vers l'avant : les « ailes » antérieures de cette aire atteignent à peine le niveau du bout céphalique du corps embryonnaire, malgré les dimensions assez considérables de la surface vasculaire (6 mm. et 4 mm. 5). Puis, c'est un bandeau transversal, composé d'ilots sanguins en formation, pénétrant dans l'aire

transparente et y découpant une région spéciale, située, en arrière de la région caudale de l'embryon, longue de 1 mm. 2.

Enfin, dans la partie droite de l'aire transparente, on aperçoit un fort « *recessus* » parablasto-vasculaire, long de 2 mm. 1 et large de 1 mm. 03 (1), ce qui est énorme pour une formation de ce genre.

Toutes ces anomalies n'ont, comme telles, rien de commun avec le processus cardiocéphalique. On pourrait, d'ailleurs, supposer que le faible degré d'accroissement de la partie antérieure de l'aire vasculaire pourrait se répercuter sur la formation des veines omphalo-mésentériques et, par conséquent, sur celle de l'ébauche cardiaque, mais il faut rappeler que, dans d'autres cas de Cardiocéphalie, cette anomalie se forme au centre d'aires vasculaires parfaitement normales.

Le corps de l'embryon, long de 4 mm. 2 (dont 1 mm. 5 environ de ligne primitive) est pourvu de 3-6 paires de protosomites et d'une plaque nerveuse assez large se fermant dans la partie céphalique en gouttière aux bords très épais. La tête, peu transparente et sensiblement recourbée à gauche et puis à droite, se termine par une masse sombre donnant dans l'ébauche cardiaque. Celle-ci très fortement développée, se prolonge vers les côtés et en arrière en forme d'un croissant aux contours très nets. L'ébauche de l'intestin céphalique, très peu distincte sur la pièce *in toto*, mesurait environ 0 mm. 24 d'avant en arrière.

La série des coupes longitudinales de cet embryon nous a montré que malgré l'aspect peu décisif de son aspect *in toto* — qui pouvait même suggérer, sur certains points, l'idée d'un jeune stade de l'Omphalocéphalie — nous avons bien affaire ici à un Cardiocéphalien, masqué par quelques détails secondaires et de valeur plutôt pathologique. Une des coupes médianes, représentée sur notre microphotographie 15, planche X est très instructive à cet égard. On voit ici que, malgré une certaine prolifération exagérée des parois ventrales de la vésicule cérébrale antérieure, qui a fourni un amas excessif d'éléments désorientés et en certaine mesure tombant en désagrégation

(1) À comparer : Jan Túr « Sur l'asymétrie normale dans le développement de l'aire vasculaire des embryons d'Oiseaux » *Comptes Rendus de la Société des Sciences de Varsovie*, vol. VIII, 1915, (16).

(ce qui a contribué largement à rendre cette région si peu transparente *in toto*), la configuration générale et les rapports réciproques des constituants de la *fovea cardiaca* et du repli ectodermique sous-céphalique sont bien ceux d'un Cardio-céphalien caractérisé. L'entrée de l'ébauche du pharynx se trouve sur la verticale tangente à la surface antérieure de l'encéphale. Celui-ci, dans sa partie supérieure, présente la rétroflexion typique vers l'arrière, suivant une étendue de 0 mm. 2, où la « plaque cardiocéphalique » est épaisse de 50 μ environ. C'est justement l'unique région du cerveau à cet endroit où l'on ne voit pas d'hyperprolifération pathologique de ses parois. L'ébauche du pharynx, profonde de 0 mm. 25 est située totalement en avant de l'encéphale et se dirige en haut, sous un angle de 60° environ avec la surface plane du blastoderme. L'invagination ectodermique se dirige presque verticalement vers la *fovea cardiaca* et son fond est éloigné de 0 mm. 15 du bout antérieur du cerveau.

Ainsi, c'est bien la Cardiocéphalie avec tous ses traits essentiels, mais, comme nous l'avons dit, compliquée par l'hyperprolifération pathologique des parois ventrales du cerveau et aussi par celle de la région dorsale de l'intestin céphalique. Grâce à cette prolifération, les limites entre l'ectoderme et la base de l'encéphale et l'endoderme sous-jacent se confondent en une seule masse confuse. Le même processus localisé dans la région dorsale (sur la microphotographie droite) du pharynx conduit à la formation d'un fort amas cellulaire, adhérent fortement à la surface antérieure de l'ébauche cérébrale. Ces deux amas de cellules montrent, à côté de nombreuses figures caryocinétiques, des granulations colorées fortement à l'hématoxyline ferrique, signe non équivoque de la désagrégation nécrotique. Ce processus pathologique n'a, d'ailleurs, rien de commun avec la Cardiocéphalie elle-même, elle n'est qu'une maladie embryonnaire localisée, surajoutée à l'anomalie principale.

*
* *

Un autre cas de Cardiocéphalie, encore plus compliquée par l'accroissement pathologique du tissu ectodermo-nerveux, est représenté *in toto* sur la microphotographie 16, planche XI.

C'est un embryon de Poule incubé pendant 48 heures dans les conditions normales, avec un accroissement périphérique du blastoderme normale. Comme dans le cas précédent, le développement de son aire vasculaire montre une particularité inusitée, à savoir que la limite antérieure de cette aire s'arrête à un niveau trop peu poussé vers l'avant : dans le cas qui nous occupe, cette limite n'atteint même pas le bout céphalique de l'embryon, de sorte qu'à une distance de 0 mm. 4 de ce bout vers l'arrière s'étale à droite et à gauche, en branches horizontales, la limite vraie de *l'area vasculosa*. L'aire transparente s'étire en avant de ce niveau à 1 mm. 5. Les dimensions totales de cette aire sont de 5 mm. 1 et 2 mm. 25, tandis que celles de l'aire vasculaire ne sont que de 4 mm. 5 et 4 mm. 2.

Le corps de l'embryon, de longueur totale de 3 mm. 15, est pourvu de trois paires de protosomites, et d'une ligne primitive longue de 1 mm. 65. La plaque nerveuse, assez large, est étalée suivant tout son parcours et montre, dans sa région antérieure, deux bourrelets assez forts. Ces bourrelets aboutissent, vers l'avant, à une formation sombre en forme de « bonnet » opaque, posé de travers et formant le bout céphalique de l'embryon. Ce « bonnet » est large — suivant la ligne transversale — de 0 mm. 54, et long de 0 mm. 228. Ses bords, dirigés en arrière, embrassent des deux côtés les bouts antérieurs des bourrelets nerveux, tout en restant indépendants de ceux-ci. L'opacité de cette formation céphalique inusitée ne permet pas de reconnaître *in toto* des traces quelconques de l'intestin céphalique et de la *fovea cardiaca*. La nature cardio-céphalique de ce germe, moins caractérisée toutefois que dans les cas précédemment décrits, ne s'est révélée que sur les coupes longitudinales.

L'examen de celles-ci nous montre d'abord que la formation sombre transversale, terminant le bout céphalique de cet embryon, est due à un processus spécial de prolifération excessive de la masse ectodermo-nerveuse, se produisant dans toute l'étendue de la région antérieure du germe, et dont est atteinte, non seulement la partie distale de l'ébauche cérébrale, mais aussi une partie très considérable de l'ectoderme extra-neural situé en avant du cerveau. Sur la coupe strictement médiane, représentée sur notre microphotographie 17, on voit que ces

deux ébauches (celle de l'encéphale, à droite, et celle de l'ectoderme, à gauche) se confondent en une masse commune, compacte, longue de 0 mm. 4 et haute de 0 mm. 23. De cette masse, la moitié droite appartient à l'encéphale et la gauche à l'ectoderme extra-neural, comme le prouve l'examen des coupes voisines où ces deux ébauches se séparent l'une de l'autre. Le bout terminal de l'encéphale s'infléchit en arrière, en prenant la configuration cardiocéphalique, accentuée sur la microphotographie 17 par un léger promontoire de la masse nerveuse, situé vers son bord supérieur (à droite et en haut de la microphotographie). L'épaisseur inusitée de l'ectoderme extra-neural en avant de l'encéphale se prolonge encore vers l'avant où, au niveau de l'entrée de l'intestin céphalique, elle atteint jusqu'à 50 μ . La position anormale de l'ébauche du pharynx, transposée fortement en avant de son emplacement ordinaire, et dirigée vers le haut sous un angle de 35° avec la surface ventrale du blastoderme, présente tous les caractères de Cardiocéphalie typique. On se rend compte, après examen des coupes, que l'aspect *in toto*, où les limites de l'intestin céphalique sont tout à fait invisibles, est dû à l'épaisseur anormale de l'ectoderme du bout céphalique de l'embryon. Cet accroissement de l'ectoderme présente ici une anomalie surajoutée à la Cardiocéphalie dont les traits essentiels, touchant l'infléchissement vers l'arrière du cerveau et la transposition correspondante de l'intestin, se sont prononcés d'une façon non moins typique que dans les cas modèles décrits ci-dessus.

*
* *

Pour en finir avec la morphologie des Cardiocéphaliens bien caractéristiques, et avant de passer à l'étude des monstruosité embryonnaires qui ne sont comparables qu'apparemment à la Cardiocéphalie véritable, nous nous arrêterons sur deux cas assez intéressants d'embryons dont l'un est atteint de malformations multiples, parmi lesquelles la Cardiocéphalie n'est point des moins graves, et l'autre présente le stade le plus précoce de l'anomalie fondamentale que j'aie pu trouver dans mon matériel, quoique aussi un peu modifié par d'autres anomalies d'ordre secondaire. Ce dernier cas, où la conformation

du système nerveux n'est pas tout à fait typique, pourra servir de chaînon de transition vers de « faux Cardiocéphaliens ».

Le premier de ces germes provient d'un œuf de Poule incubé pendant 47 heures dans les conditions normales. Nous nous bornerons ici à sa seule description *in toto*. Au centre du blastoderme, l'*area pellucida* et l'*area vasculosa* présentent des relations inaccoutumées : dans la moitié postérieure de l'aire transparente, le réseau vasculaire, représenté par les îlots irréguliers, s'est insinué vers les parties axiales de l'embryon, de sorte qu'en commençant par la moitié de la longueur totale de celui-ci, l'aire transparente n'est plus reconnaissable, grâce à son envahissement par l'aire vasculaire. Par contre, ce réseau d'îlots sanguins s'est arrêté net vers l'avant, au niveau de la moitié antérieure du corps de l'embryon, en laissant l'aire transparente libre et bien délimitée dans sa partie céphalique. Les dimensions de l'aire vasculaire, fortement étirée de l'avant en arrière sont de 4 mm. 5 et 3 mm. 6 ; celles de l'aire transparente, également étirée dans la même direction, de 2 mm. 7 et 2 mm. 5.

Le corps de l'embryon est composé d'abord d'une ébauche cardiaque logée sensiblement en avant du bout terminal de l'ébauche nerveuse, puis d'une large plaque nerveuse aux contours circulaires et d'une ligne primitive sortant de cette plaque (ces détails sont représentés sur notre microphotographie 18, planche III). La ligne primitive se termine en arrière, par deux branches distinctes et une troisième moins nette (ce qui n'est pas visible sur la microphotographie).

L'ébauche cardiaque est, à son tour, composée de la partie médiane, longue de 0 mm. 25 et large de 0 mm. 25-0 mm. 5 et de deux veines dirigées en arrière, en contournant la plaque nerveuse et en rejoignant le niveau de la limite antérieure du réseau vasculaire, qui est éloigné de 1 millimètre environ du bord antérieur de la plaque nerveuse. Ainsi, nous constatons ici le même phénomène que nous avons déjà rencontré chez d'autres Cardiocéphaliens, notamment un éloignement très sensible du niveau du réseau circulatoire, situé en arrière de l'ébauche cardiaque fortement déplacée en avant.

La plaque nerveuse, sensiblement étalée en largeur à la façon des Platyneuriens caractérisés, présente l'aspect d'une

tache sombre arrondie, mesurant 0 mm. 84 en longueur et 0 mm. 93 en largeur. C'est un cas très accentué de Platyneurie extrême, appartenant à une catégorie plutôt rare. Contrairement à ce qu'on rencontre d'ordinaire dans de pareils cas, la plaque platyneurique étalée n'a pas une épaisseur uniforme dans toute son étendue; vers son bord antérieur, un peu à droite de la ligne médiane, le tissu de la plaque présente un épaississement spécial localisé, sous forme d'un bourrelet sombre, ayant l'aspect d'un V dirigé en avant par son sommet, ses branches mesurent 0 mm. 3 chacune et 0 mm. 09 en largeur. L'examen *in toto*, à un grossissement assez fort, suffit pour établir que cette formation correspond justement au bord céphalique de la plaque nerveuse, renversé en arrière, comme chez les Cardiocéphaliens typiques.

Le cas décrit présente un intérêt spécial, vu que la configuration de l'ébauche cardiaque rappelle de très près celle du cœur des Omphalocéphaliens. Il est à noter qu'un des traits fondamentaux de l'Omphalocéphalie est la pénétration de la tête de l'embryon au-dessous du cœur, ce qui n'a pas lieu dans notre cas de Cardiocéphalie compliquée d'une Platyneurie excessive. Nous verrons plus loin qu'un tel déplacement anormal du cœur vers l'avant peut aussi avoir lieu chez les Platyneuriens, qui ne sont d'ailleurs point atteints d'une vraie Cardiocéphalie. J'attire spécialement l'attention des tératogénistes sur ces variations survenant au sein d'anomalies diverses qui peuvent parfois gêner l'interprétation d'un embryon monstrueux, en égarant dans de multiples détails chevauchant les uns sur les autres, dans un engrenage d'anomalies difficiles à analyser. C'est bien pour cela que je me permets d'entrer dans tant de détails, apparemment secondaires, mais qui peuvent néanmoins servir à distinguer des types tératogéniques qui convergent quant à la forme extérieure, quoique parfois tout à fait différents quand à l'essence même des processus fondamentaux.

Un autre embryon — Cardiocéphalien *jusqu'à un certain point* — qui termine notre série de germes atteints de cette anomalie, n'a été incubé que pendant 24 heures et atteint néanmoins un degré de différenciation très élevé. Le diamètre de son blastoderme n'est que de 12 millimètres. Son aire vasculaire, en formation, a l'aspect encore purement parablástico, sans îlots

sanguins distincts ; elle mesure 5 mm. 25 en longueur et 3 mm. 2 environ en largeur. L'aire transparente, longue de 4 mm. 2 et large de 2 mm. 25-1 mm. 8, renferme un embryon long de 3 mm. 6, dont 1 mm. 65 de ligne primitive, terminée en arrière par un fort « nœud caudal » de 0 mm. 45 de diamètre. Il y a trois paires de protosomites différenciés et une quatrième paire en voie de formation. L'ébauche nerveuse est représentée encore par une plaque suivant la plus grande partie de l'étendue de l'embryon et les bourrelets nerveux ne sont prononcés que suivant 0 mm. 54 vers son extrémité céphalique. Ces bourrelets, assez forts du reste, se terminent par un élargissement transversal, présentant le bout antérieur de l'encéphale en formation, large de 0 mm. 252. Cet élargissement (où on n'apercevait pas, *in toto*, de pli antéro-postérieur, caractéristique pour les vrais Cardiocéphaliens) adhère immédiatement à un très fort repli transversal, ayant les caractères de l'intestin céphalique, disposé en avant de la tête, long de 0 mm. 145 et large jusqu'à 0 mm. 6. La position et l'aspect général de ce repli sont, comme on le voit sur la microphotographie 19, tout à fait comparables à ceux des Cardiocéphaliens caractérisés. Sur les coupes longitudinales, dont l'une est représentée sur la microphotographie 20, on peut constater que des deux traits essentiels de la Cardiocéphalie (le renversement en arrière du bout antérieur de l'ébauche cérébrale et la transposition vers l'avant de l'intestin céphalique), le second s'est réalisé surtout, tandis que le premier est à peine prononcé. En effet, la paroi antérieure du cerveau n'est qu'assez faiblement penchée en arrière et, en même temps, l'ébauche du pharynx s'arrondit en une forte hernie en avant de la tête de l'embryon, en faisant une saillie du fond de l'endoderme, longue de 140 μ et large de 30 μ -40 μ . La paroi endodermique antérieure (c'est-à-dire ventrale à proprement parler) de cet intestin est épaisse de 36 μ , tandis que l'épaisseur de sa région adhérent à l'encéphale atteint jusqu'à 80 μ et ses éléments paraissent désordonnés, au lieu de se ranger en couche épithéliale régulière. La direction de l'invagination pharyngienne forme un angle de 60° environ avec la surface ventrale de l'endoderme.

En résumé, le dernier de nos cas devrait être considéré comme un Cardiocéphalien incomplet, ou plutôt atteint d'une

hétérochronie curieuse, où l'anomalie bien caractérisée de l'ébauche de pharynx s'est constituée sans répercussion sensible sur l'état correspondant de l'ébauche cérébrale. La possibilité de l'existence d'une telle configuration permettrait de mettre en doute la nécessité d'une corrélation intime entre ces deux malformations que nous avons jusqu'ici vu apparaître toujours de concert et simultanément dans les cas précédents de Cardiocéphalie. Il n'est, d'ailleurs, pas impossible que, vu l'âge très jeune de notre dernier embryon, la formation d'une vraie « plaque cardiocéphalique » dans la partie antérieure de son cerveau, pourrait apparaître dans les stades ultérieurs de développement. Mais, dans ce cas même, les liens corrélatifs s'établissant au cours de l'évolution de la Cardiocéphalie nous apparaissent sous un jour nouveau, que nous aurons à discuter après avoir étudié les autres cas d'embryons « imitant » les dispositions cardiocéphaliques.

V

Nous avons déjà remarqué que, sauf quelques rares exceptions, le diagnostic de Cardiocéphalie, d'après le seul examen *in toto* des embryons monstrueux, n'est pas du tout sûr, et que les dispositions typiques pour ce genre d'anomalie embryonnaire, dans le sens^e que nous lui attribuons ici, peuvent être parfois « imitées », sans que la structure véritable de la région antérieure du germe réponde à notre schéma fondamental. Nous avons déjà constaté, dans le dernier des cas décrits, que l'anomalie en question peut s'accroître même très fortement dans l'ébauche de l'intestin céphalique, en laissant le cerveau presque tout à fait normal. Maintenant nous nous adresserons à l'étude des « faux Cardiocéphaliens » (comme il existe de « faux Omphalocéphaliens » d'après les recherches classiques de RABAUD (17). Cette étude nous permettra d'élargir notre champ de recherches sur les mêmes problèmes du mécanisme évolutif de l'intestin céphalique et de la *fovea cardiaca*, de sorte qu'à la fin de ce travail nous pourrions traiter ces questions en nous basant sur les données puisées dans le domaine de la Cardiocéphalie, aussi bien que de celui des monstres qui affectent la structure apparemment semblable à celle-ci. Car,

justement, la plupart des « faux Cardiocéphaliens » montre des déviations très curieuses de la *fovea cardiaca* et de l'intestin dont la nature est de compléter, parfois d'une façon extrêmement instructive, les arguments fournis par la vraie Cardiocéphalie.

D'après les matériaux que je possède, les « faux Cardiocéphaliens » ne composent point une classe uniforme de monstres. On peut y classer les cas ressemblant au dernier de ceux que nous venons de décrire ici comme représentant une Cardiocéphalie incomplète, mais dans lesquels le cerveau reste tout à fait normal ou présente des anomalies n'ayant rien de commun avec la « plaque cardiocéphalique ». Je m'abstiendrai de donner leur description, car on n'y trouverait pas beaucoup de détails nouveaux concernant les traits essentiels du mécanisme de déplacement du cœur, et je me bornerai à exposer les quatre cas où ce déplacement est accompagné de Platyneurie bien caractérisée, bien que je n'attribue point à cette dernière anomalie l'influence décisive sur les relations survenues dans la région de la *fovea cardiaca*.

Nous avons déjà vu que le développement platyneurique peut coexister avec une Cardiocéphalie des plus typiques. D'autre part, dans l'immense majorité des Platyneuriens, la conformation de l'ébauche cardiaque et de l'intestin céphalique — mises à part les modifications corrélatives à la Platyneurie elle-même — ne rappelle en rien celle qui caractérise la Cardiocéphalie vraie. Ainsi, ces deux anomalies sont bien indépendantes l'une de l'autre quant à leur essence et, de même, on peut supposer que les modifications secondaires des dispositions liées avec l'une et l'autre de ces anomalies puissent surgir sans aucun lien commun immédiat. Nous avons constaté que, chez les embryons non platyneuriques, le déplacement du cœur en avant du bout antérieur de la tête n'entraîne pas fatalement une conformation cardiocéphalique de l'ébauche cérébrale. Nous aurons même à constater plus loin que, parfois, un tel déplacement ne se répercute pas trop sensiblement même sur le développement de l'intestin céphalique, mais, en même temps, nous verrons que, dans d'autres cas, un tel déplacement peut aboutir à des complications très graves dans la conformation de cet intestin, modifications liées avec une étonnante ressemblance — d'ailleurs

toute extérieure — de ces embryons avec les Platyneuriens-cardiocéphaliens.

Dans cette série de Platyneuriens pseudo-cardiocéphaliens, nous aurons à distinguer d'abord trois cas de Platyneurie extrême, comprenant des anomalies multiples, parfois incompatibles avec le développement ultérieur plus ou moins prolongé, même monstrueux, de ces embryons ; et puis un cas de Cyclocéphalien en voie de développement « normal » (pour ce genre de monstruosité), mais atteint d'une hétérotopie curieuse de l'ébauche cardiaque. Nous verrons comment ces monstruosités embryonnaires peuvent se rattacher à la Cardiocéphalie et à ses dispositions spéciales, et puis nous tâcherons d'analyser l'ensemble des faits que nous fournit l'étude de ces formes diverses d'évolution anormale de la région antérieure du germe d'Oiseaux.

Le premier cas de Platyneurie compliquée par la transposition anormale de l'ébauche cardiaque en avant du corps embryonnaire est représenté sur la microphotographie 21, planche XI. Nous avons sous les yeux la partie antérieure d'un embryon de Poule, incubé pendant 48 heures, à l'aire vasculaire à peu près normale, à l'aire transparente longue de 4 mm. 5 et large de 3 millimètres, pourvu d'une bande forte de « parablaste sous-germinal » (18) traversant l'aire transparente d'un côté à l'autre au niveau de la région céphalique de l'embryon. Le corps du germe, long, ligne primitive comprise, de 3 millimètres, a l'aspect indiscutable d'une Platyneurie caractérisée : la largeur de sa plaque nerveuse étalée mesure 0 mm. 65, ce qui démontre l'état platyneurique indubitable. Cette plaque nerveuse se termine en avant par un épaissement sombre qui la contourne sous forme de croissant, large de 0 mm. 06 à 0 mm. 11. Cet épaissement rappelle, à l'examen *in toto*, le bord renversé en arrière de la plaque cardiocéphalique, ce qui d'ailleurs, ne correspond point à la réalité, comme l'a démontré l'étude des coupes sériées.

En avant de la tête de cet embryon, et vers sa ligne médiane, se dessine, à une distance de 0 mm. 045 du bord de la plaque nerveuse, un pli double, large ensemble de 0 mm. 065 et s'étalant vers les côtés de 0 mm. 24. A l'examen *in toto*, ce pli rappelait le repli « proamniotique » de beaucoup d'auteurs qui le représentent chez les embryons d'Oiseaux vers ce stade-là, ce

qui n'est à mon avis, ni constant, ni même sûr, vu que la figure d'un prétendu amnios en voie de formation peut bien être confondue avec la disposition spéciale du « croissant antérieur » de M. DUVAL. Je compte revenir sur cette question dans un travail spécial. En ce qui concerne notre embryon, l'absence d'un intestin céphalique à sa place coutumière, aussi bien que la présence de deux ébauches veineuses très distinctes (surtout du côté droit) qui débouchent de deux côtés du repli en question permettent déjà, avant l'étude des coupes, de supposer sa vraie nature et de l'assimiler à une ébauche de l'intestin céphalique transportée en avant de la tête.

Notre microphotographie 22, planche XI montre la coupe longitudinale médiane de cet embryon. Elle prouve d'abord que notre dernier cas ne saurait aucunement être rattaché à la Cardiocéphalie *sensu proprio*, car, non seulement le bord antérieur de la plaque nerveuse ne s'infléchit pas en haut et en arrière, mais, bien au contraire, il finit par un étirement arrondi, et l'ectoderme extra-neural qui se différencie, s'infléchit en bas en pénétrant *au-dessous* du bord de la plaque platyneurique. Par contre, l'ébauche de l'intestin céphalique, comme nous l'avons déjà supposé d'après l'aspect *in toto*, est fortement transposé en avant, de sorte que ses contours, de concert avec la disposition spéciale de l'ectoderme qui la recouvre, donnaient, *in toto*, l'image du pli double mentionné à la place du « pro-amnios ».

Cet intestin céphalique montre encore une particularité remarquable : au lieu de former une invagination endodermique dirigée d'arrière en avant, parallèlement au plan de la plaque nerveuse, il ne forme qu'une excroissance réduite et à peine perceptible en haut, de sorte que l'ébauche de cet organe n'est discernable que grâce à l'épaississement localisé de la couche endodermique (jusqu'à 40 μ), suivant une étendue de 180 μ d'avant en arrière. Ainsi, l'intestin céphalique transposé en avant de la tête de l'embryon reste presque totalement étalé en surface, mais, dans cette configuration anormale, l'accroissement localisé de ses éléments s'est produit d'une façon à peu près normale. Nous ne relèverons ce fait qu'en passant, pour le moment ; nous aurons à y revenir, car c'est un phénomène constant, et ayant une signification et une valeur de tout premier ordre pour le pro-

blème de la morphogenèse de toute la région en question, que nous allons discuter à la fin de ce travail.

Quant à l'ectoderme extra-neural, qui recouvre l'ébauche endodermique de l'intestin, il atteint une épaisseur de 30 μ , en commençant par le repli qui s'insinue au-dessous de la plaque platyneurique; cette région de l'ectoderme épaissi s'étend de 200 μ environ vers l'avant, puis, après une très légère inflexion vers le bas, marquant à peine le pli correspondant à l'invagination ectodermique de la *fovea cardiaca*, il passe dans la couche mince de l'ectoderme extra-embryonnaire. Il est à noter que, même dans l'ectoderme, l'épaississement correspondant à la *fovea cardiaca* apparaît au sein d'une couche très légèrement arrondie, presque plate...

*
* *

Nous trouvons les mêmes dispositions essentielles, mais encore plus fortement accentuées, chez un autre embryon platyneurique au degré extrême, dont l'aspect *in toto* (de la partie antérieure seulement) est représenté sur notre microphotographie 23, planche XII. C'est un germe de Poule, de 30 heures environ d'incubation. L'aire vasculaire, longue de 5 mm. 1 et large de 3 mm. 4, pourvue d'un sinus terminal de deux côtés, mais non en arrière, finit en avant vers le niveau de la tête de l'embryon. Le corps embryonnaire, long de 3 mm. 3 (ligne primitive comprise) n'est représenté que par une plaque platyneurique longue de 1 mm. 35 et large de 0 mm. 75. Pas de traces de protosomites. Une bande très forte et ramifiée de « parablaste sous-germinal » passe à travers la moitié du corps de l'embryon. Vers la région antérieure de la plaque platyneurique, démesurément élargie, on voit un épaississement transversal très fort et opaque, large de 0 mm. 12, et qui, à l'examen *in toto*, ressemble à s'y méprendre à une « plaque cardiocéphalique » renversée en arrière. Cet épaississement occupe toute l'étendue transversale de l'extrémité antérieure de la tête de l'embryon. A une distance de 0 mm. 06 de la limite antérieure de celle-ci, on aperçoit, sur le fond plus transparent du blastoderme, une tache circulaire plus sombre de 0 mm. 18 de diamètre, qui n'est autre chose que l'ébauche cardiaque transposée

anormalement vers l'avant. Des deux côtés de cette tache, les ébauches veineuses, bien qu'encore peu distinctes, accusent leurs connexions avec cette première trace d'un cœur en formation. En somme, tout l'aspect *in toto* de cet embryon paraît correspondre à une Cardiocéphalie bien prononcée, jointe à une Platyneurie des plus accusées.

L'étude des coupes longitudinales conduit, toutefois, à d'autres conclusions. Je dirais même que c'est un exemple typique d'un aspect *in toto* mensonger, prouvant une fois de plus la nécessité qui s'impose toujours de vérifier sur les coupes les détails si souvent insaisissables (même à de forts grossissements) d'une préparation totale.

Car, comme le prouve la microphotographie 24, ce qu'on serait volontiers porté à considérer comme une « plaque de Cardiocéphalie », c'est-à-dire le large bandeau transversal opaque dans la tête de notre embryon, non seulement n'est pas dû à une portion du tissu nerveux renversée en arrière, mais est la doublure de ce tissu, provoqué par un infléchissement de l'ectoderme sous-céphalique *au dessous* de l'extrémité antérieure de la tête..... La nature de ce repli de l'ectoderme extraneural dans cette région du corps embryonnaire, se dirigeant en arrière et au-dessous du bord de la plaque platyneurique, semble exprimer une *double* signification. D'abord, et d'une manière générale, il rappelle un repli ectodermique qui apparaît assez souvent chez les embryons platyneuriques et qui s'insinue au-dessous de la plaque nerveuse étalée, aussi bien en avant de celle-ci que de ses côtés (surtout suivant la partie antérieure du germe), et, d'autre part, la structure histologique de ce repli, aussi bien que son épaisseur, semblent indiquer que c'est plutôt le pli de l'ectoderme sous-céphalique ordinaire (ou son remplaçant, à vrai dire), destiné *à priori* à fournir la partie ectodermique de l'ébauche de la *fovea cardiaca*. Ce repli s'invagine au-dessus de l'ébauche nerveuse suivant une étendue de 90 μ d'avant en arrière, en atteignant une épaisseur de 24 μ , puis il s'étend vers l'avant, en conservant l'épaisseur de 22-20 μ sur une étendue de 0 mm. 5 environ. Ainsi, comme nous le montre notre microphotographie 24, la partie spécialement épaissie de l'ectoderme sous-céphalique s'étale ici en avant de la tête de

l'embryon en affectant une position plane, non recourbée en arrière, sauf sa très restreinte région postérieure.

Cette configuration inaccoutumée de l'ébauche ectodermique de la *fovea cardiaca*, correspond exactement à la disposition encore plus anormale de l'endoderme se différenciant pour la formation de l'intestin céphalique. On chercherait en vain ici l'invagination typique pour l'ébauche du pharynx : la couche endodermique reste presque totalement plane, sauf son incurvation légère en haut vers la moitié de l'étendue de sa partie où, seul, son caractère *histologique* témoigne de sa vraie signification morphologique. En commençant par l'endroit où pénètre le court repli de l'ectoderme sous-céphalique, l'endoderme acquiert l'aspect d'une couche épaissie, jusqu'à 43 μ , grâce à la disposition en palissade de ses éléments ; l'ébauche du pharynx ainsi représentée se prolonge en avant suivant une étendue de 0 mm. 45. Notons donc que cette ébauche de l'intestin céphalique révèle le caractère doublement anormal : d'abord celui de sa transposition si accentuée en avant du corps de l'embryon, et puis sa configuration en couche presque totalement étalée en surface parallèle au plan du blastoderme. Ni l'une ni l'autre de ces circonstances, toutefois, n'ont nullement empêché la différenciation histologique de cette ébauche, c'est-à-dire l'accroissement caractéristique localisé de ses éléments, survenant dans un endroit inaccoutumé, et sans le plissement préalable de la région intéressée de l'endoderme.

Sans insister sur les conclusions théorique qui découlent des faits énoncés, nous nous arrêterons encore sur un cas de monstruosité, comparable aux deux cas précédents, quoique encore plus compliqué.

La microphotographie 23, Planche XII, montre la région centrale d'un blastoderme, provenant d'un œuf de Poule très jeune, primipare, incubé pendant 47 heures 1, 2. Il est curieux de constater que les dimensions de l'œuf lui-même étaient très sensiblement au-dessous de la normale, c'était un véritable « œuf nain », dont la coque mesurait 48 mm. 2 et 35 mm. 3 seulement, et qui ne pesait que 33 gr. 5. Le diamètre total du blastoderme était de 21 millimètres.

L'aspect général du corps embryonnaire, aussi bien que de

son réseau vasculaire, révèlent au premier coup d'œil un assemblage d'anomalies multiples et graves. D'abord, c'est une Platyneurie extrême, liée à un « arrêt » très sensible de la région caudale de l'embryon, ce qui lui donne l'aspect d'un soi-disant « Céphalidien » (une monstruosité qui, d'ailleurs, n'existe pas en réalité, comme je l'ai démontré dans mes travaux sur la Platyneurie). Une telle forme de développement platyneurique est absolument incapable d'évolution prolongée, et pourrait être considérée comme un état préparatoire à la disparition plus ou moins complète des composants figurés du germe, c'est-à-dire à une forme spéciale, quoique point classique, de l'Anidie embryonnaire que je nommerai *secondaire tardive*. En outre, l'ébauche cardiaque et intestinale de cet embryon curieux est fortement déplacée en avant de la plaque nerveuse, ce qui lui donne les apparences d'un Cardio-céphalien.

L'aire vasculaire, longue 4 mm. 35 et large de 4 mm. 5 sans sinus terminal, entoure *totale*ment (contrairement à ce que nous venons de constater dans d'autres cas semblables) l'aire transparente aux contours vaguement triangulaires, très sensiblement rétrécie en arrière, et qui mesure 3 mm. 15 en longueur et de 1 mm. 95 à 0 mm. 15 en largeur. Dans la partie caudale de celle-ci, l'envahissement de son territoire par le réseau vasculaire est très accusé, comme cela arrive souvent chez les Anidiens en formation.

Vers sa moitié antérieure, cette aire transparente se divise bizarrement en deux parties, séparées l'une de l'autre par une limite très nette : l'une gauche, beaucoup plus transparente, et l'autre, droite, où le mésoderme est mieux prononcé. Cette asymétrie de différenciation au sein de l'aire vasculaire s'est répercutée sur la configuration de l'ébauche cardiaque dont le côté droit est sensiblement mieux développée que le gauche.

Le corps de l'embryon, dont la partie postérieure est masquée par une agglomération vitelline, ne dépasse point 1 mm. 5. La largeur de la plaque platyneurique est de 0 mm. 8. Le bord antérieur de cette plaque, aux contours très compliqués, formés d'excroissances et d'échancrures, comme entortillés, est doublé d'une bande transversale sombre et opaque, suivant tous les

détours de ce bord, et qui ressemble bien, *in toto*, à la « plaque cardiocéphalique » de la région renversée du cerveau. A une distance de 0 mm. 047 en avant du bord de l'encéphale apparaît l'ébauche cardiaque et pharyngienne asymétrique, comme nous l'avons déjà mentionné.

L'examen des coupes sérieées longitudinales de cet embryon, montre que, dans ce cas même, nous avons affaire à un pseudo-cardiocéphalien, en dépit des apparences extérieures. Ces coupes passent perpendiculairement au bord le mieux accentué de l'intestin céphalique, en tenant compte de la torsion du corps embryonnaire.

Ainsi qu'il ressort de la microphotographie 26, la configuration de l'ébauche cérébrale de ce germe est bien éloignée de celle d'une vraie Cardiocéphalie ; au lieu de se rejeter en arrière, le bord antérieur de la plaque nerveuse se soulève en haut tout entière, en passant insensiblement à l'ectoderme extra-neural, très épaissi au niveau de la naissance de ce bord et qui s'infléchit immédiatement au-dessous de la plaque nerveuse. Cet infléchissement produit une véritable invagination se prolongeant d'avant en arrière et un peu obliquement suivant une étendue de 190 μ . A partir de l'endroit où, de la plaque platyneurique se détache la partie dorsale de cette invagination (entre celle-ci et la région soulevée de l'ébauche cardiaque) s'insinue une masse de cellules désordonnées, formant une agglomération longue de 180 μ et large de 50 μ . L'aspect de ces cellules, dont quelques-unes montrent des granulations sombres de caryorexie, permet de supposer que cette prolifération anormale d'éléments ectodermiques est vouée à une désagrégation pathologique imminente. Ainsi, l'aspect *in toto* d'une bande opaque bordant le bout antérieur de la plaque platyneurique de notre embryon s'explique comme une formation très complexe, due au concours de trois facteurs différents : l'épaisseur de la plaque nerveuse surélevée, celle du repli ectodermique sous-céphalique, et, enfin, celle de l'amas pathologique de cellules nées entre ces deux couches, et dont la signification morphologique reste incertaine.

Dans la région qui s'étend en avant de la tête de l'embryon, (c'est-à-dire à gauche de la microphotogr. 26) on aperçoit les ébauches de l'intestin céphalique et de la *forca cardiaca*, formées,

toutes les deux, tout à fait comme chez les Cardiocéphaliens typiques, ce que laissait prévoir déjà l'examen *in toto*, très explicite à cet égard. L'intestin céphalique se présente sous la forme d'un repli endodermique, profond de 130μ et large de 40μ environ, à paroi antérieure (ventrale) épaissie jusqu'à 26μ , et dont le bord antérieur est éloigné de plus de 100μ du niveau de celui de la plaque nerveuse. Ce repli forme un angle de 50° environ avec la surface du blastoderme. En avant de l'intestin une *fovea cardiaca* typique s'est instituée, grâce à la présence d'un repli ectodermique de l'ectoderme extra-neural, se dirigeant vers le coude formé par l'endoderme, profond de 120μ environ. Entre le fond de ce repli et le coude endodermique, on aperçoit déjà l'ébauche mésodermique du cœur. Ainsi, nous avons tous les composants d'une vraie *fovea cardiaca*, quoique transposés et soulevés en haut. Il faut aussi noter que, vu les dimensions très considérables du pli de l'ectoderme extra-neural s'insinuant au-dessous de la plaque nerveuse de l'embryon, on serait porté à le considérer plutôt comme un repli correspondant à celui de l'ébauche ectodermique de la *fovea cardiaca*, que, comme un pli assez ordinaire dans cet endroit chez les Platyneuriens. D'autre part, nous avons vu que notre embryon est pourvu d'un second repli ectodermique, très nettement formé, à sa place normale, où devrait se former la *fovea cardiaca* : ainsi, nous avons affaire à un cas rappelant de très près le troisième des monstres embryonnaires décrits dans ce travail, c'est-à-dire à la formation de deux plis qui devrait également servir à constituer la *fovea cardiaca*, l'un s'orientant d'après l'extrémité antérieure de l'encéphale de l'embryon, et l'autre se formant en corrélation avec l'ébauche de l'intestin céphalique née dans un endroit inaccoutumé.

*
* *

Enfin, je mentionnerai encore le cas d'un embryon platyneurique, tout à fait bien constitué comme tel, et, paraissant capable de poursuivre son développement peut-être jusqu'à l'éclosion même, et qui est, en outre, atteint d'un déplacement inusité de l'ébauche cardiaque vers l'avant, non point d'une

façon aussi frappante que dans d'autres cas de pseudo-cardiocéphalie, mais suffisante toutefois pour que des relations très curieuses se produisent dans sa *fovea cardiaca*.

C'est un embryon de Poule, de 50 heures d'incubation, à aire vasculaire longue de 6 mm. 2 et large de 5 mm. 7, constituée par des îlots sanguins fortement épaissis et irréguliers, contournée par un sinus terminal très large. Son aire transparente, longue de 4 mm. 35 et large jusqu'à 1 mm. 5 contient un corps embryonnaire long de 2 mm. 8, y compris les contours de l'ébauche cardiaque, dépassant le bord antérieur de la tête. La structure générale des parties figurées du germe révèle une Platyneurie bien accusée, surtout dans sa moitié antérieure. La largeur de sa plaque nerveuse étalée en surface atteint jusqu'à 0 mm. 624 au niveau de la tête : elle est de 0 mm. 42 vers la région des protosomites. Ceux-ci, pour la plupart fortement étirés dans le sens transversal et montrant les traces d'un dédoublement schistopoiétique, sont au nombre de 12 du côté gauche et de 9 seulement du droit.

La plaque platyneurique de la tête s'arrondit dans sa partie antérieure, sans qu'il y apparaisse une zone sombre quelconque rappelant la plaque cardiocéphalique ou le repli ectodermique sous-cérébral. Par contre, son contour est un peu obscurci par la position anormale de l'ébauche cardiaque dont plus de la moitié dépasse la limite du cerveau en se logeant en avant de celui-ci. Cette ébauche du cœur est représentée par deux veines omphalo-mésentériques très fortes, s'unissant vers la ligne médiane en une formation arrondie, dédoublée, longue de 0 mm. 395 et large de 0 mm. 385. Tout ce complexe cardiaque très élargi (phénomène constant chez les Platyneuriens) est situé de telle sorte que sa limite antérieure dépasse de 0 mm. 215 celle de la plaque cérébrale (Microphot. 27, pl. XII).

Vu la structure de l'ébauche de l'encéphale, très facile à examiner *in toto*, il n'y a point lieu de supposer l'existence de Cardiocéphalie. Restent les relations anormales de la région cardiaque. La microphotographie 28 montre ces relations sous un jour intéressant. Sur les coupes longitudinales, la tête de l'embryon se termine en une plaque platyneurique ordinaire, épaisse de 54 μ , dont la région antérieure supérieure émet l'ec-

toderme extra-neural, de $10\ \mu$ d'épaisseur, qui s'insinue immédiatement au-dessous de la plaque nerveuse, en y adhérant très intimément, s'étend vers l'arrière suivant une étendue de $200\ \mu$, et puis se dirige en avant, en formant ainsi un pli très étroit. Quant à l'intestin céphalique, il est représenté par une invagination endodermique relativement trop courte (sa longueur ne dépasse point $230\ \mu$), dirigée en haut suivant un angle de 40° environ avec la surface plane du reste de l'endoderme, et épaissie jusqu'à $40\ \mu$, surtout vers sa partie antérieure, c'est-à-dire ventrale.

A part la poche ectodermique formée par le repli de l'ectoderme extra-neural au-dessous de la tête de l'embryon, il n'existe point d'autre pli de l'ectoderme qui soit comparable à une ébauche co-formative de la *fovea cardiaca*, car une faible dépression de l'ectoderme, qu'on voit sur la microphotographie 28 en avant de la plaque cérébrale, ne saurait être prise pour une formation d'une valeur morphogénique quelconque, vu ses dimensions très restreintes, aussi bien que le caractère histologique de cette région, où le feuillet externe n'est formé que par un seul rang de cellules aplaties. Ainsi donc, il n'existe point de vraie *fovea cardiaca*, car cette formation est, en principe, constituée par deux ébauches, l'une endodermique (intestin céphalique) et l'autre ectodermique (ectoderme extra-neural sous-céphalique), dont la seconde doit pénétrer *au-dessous* de la première, de sorte qu'il se forme dans cet endroit deux plis parallèles l'un à l'autre et qui se dirigent dans les directions opposées. Dans notre dernier cas, — même si nous attribuons au repli de l'ectoderme s'insinuant sous la plaque platyneurique la valeur d'ectoderme sous-céphalique, destiné, par principe, à contribuer à la formation de la *fovea cardiaca*, — même alors nous devons constater que ce pli, à dimensions d'ailleurs trop restreintes, *n'a point rempli son rôle morphogénique* en restant dans une région de l'embryon où sa pénétration au-dessous du cœur est devenue tout à fait impossible. Est-ce bien un phénomène dépendant de la Platyneurie comme telle, vu que l'ectoderme extra-neural des monstres Platyneuriens montre toujours une tendance à se replier au-dessous des bords de la plaque nerveuse étalée ? La microphotographie 29, pl. XII, prouve qu'il n'en est rien. En effet,

sur la coupe longitudinale médiane d'un embryon platyneurique ordinaire du même âge, au cœur placé dans ses rapports normaux, nous voyons que l'ectoderme extra-neural, bien qu'il longe suivant une certaine étendue la paroi ventrale de la plaque nerveuse, s'en écarte ensuite en se dirigeant vers le bas pour y contribuer à la formation d'une *fovea cardiaca* bien typique pour le futur *stomodæum*.

Par conséquent, nous devons conclure que, chez ce Platyneurien à cœur transposé vers l'avant, l'ébauche de la *fovea cardiaca* n'est point délimitée vers sa région antérieure, qui s'étend ici indéfiniment... jusqu'aux limites de la couche endodermique elle-même.

Dans notre dernier cas, l'anomalie cardiocéphalique se réduit à deux traits : la transposition en avant de l'ébauche cardiaque et la configuration correspondante de l'intestin céphalique. L'absence de délimitation antérieure de la *fovea cardiaca* présente ici un détail tout nouveau, car chez les vrais Cardiocéphaliens nous avons parfois, au contraire, constaté une *double* tentative de formation du pli ectodermique de la *fovea cardiaca*. L'analyse des connexions morphogéniques dans notre dernier cas devient ainsi beaucoup plus difficile, car nous ne saurions invoquer ici aucune intervention mécanique de la part de la plaque nerveuse rejetée en arrière qui aurait à tirer avec elle le reste de composants ecto- et endodermiques qui constituent la région dont nous nous occupons ici. Rien ne suggère, en analysant la microphotographie 28, la moindre idée d'un agent mécanique brutal, intervenant comme facteur principal qui serait seul accusé. Tout cela prouve que la série des phénomènes anormaux dont nous avons abordé l'étude est beaucoup plus compliquée qu'on ne l'aurait dit après avoir examiné les premiers cas typiques de Cardiocéphalie, décrits au début de ce travail.

VI

Considérations théoriques. Conclusions.

Au cours de ce travail nous avons d'abord présenté un nouveau type tératogénique concernant les relations anormales spéciales

qui peuvent s'établir entre l'ébauche cérébrale et celle de l'intestin céphalique et de la *fovea cardiaca* ; puis nous avons soulevé quelques questions théoriques, touchant le mécanisme évolutif et les corrélations morphogéniques, à l'étude desquelles se prêtent les matériaux qui nous ont servi de point de départ. Il s'agit maintenant d'approfondir l'analyse des faits nouveaux que nous avons rapportés, et d'essayer de les lier ensemble en vue des problèmes que nous avons soulevés.

D'abord, il paraît bien indéniable que nous avons affaire à un *type tératogénique* tout à fait nouveau et bien déterminé. En effet, dans la littérature tératologique, nous ne rencontrons aucune mention concernant des dispositions monstrueuses comparables à celles que nous venons de décrire, ce qui s'explique assez aisément, d'ailleurs, par la rareté de cette anomalie, aussi bien que par le nombre si restreint de recherches tératogéniques suivies. Il n'y a pas, évidemment, à songer à des formes adultes, ni même d'embryons très avancés de cette monstruosité, car les traits principaux de la Cardiocéphalie la rendent incompatible avec une vie plus ou moins prolongée, tant les embryons sont atteints de troubles profonds de la constitution des organes importants. La ressemblance apparente de quelques jeunes Cardiocéphaliens avec les dispositions caractérisant l'Omphalocéphalie ne saurait nous induire en erreur, car nous savons désormais — ce qu'ET. RABAUD a prédit d'après le seul aspect *in toto* du premier de mes monstres — que l'adhérence du cerveau d'un Cardiocéphalien à l'ébauche du cœur situé en avant de celui-ci n'a rien de commun avec la pénétration de la tête de l'embryon au-dessous de cette ébauche et vers l'intestin, sans quoi il n'y a point d'Omphalocéphalie vraie. Nous avons bien vu, sur toute la série d'exemples, que le processus cardiocéphalien consiste en des dispositions toutes spéciales qui le caractérisent comme type tératogénique, bien distinct des autres malformations qui peuvent exister dans la même région du corps de l'embryon et aux mêmes stades.

Comme nous l'avons vu, la Cardiocéphalie typique est caractérisée par deux processus anormaux simultanés : le déplacement de l'ébauche cardiaque vers l'avant, au delà de la tête de l'embryon, et puis, le soulèvement spécial du bord anté-

rier de la plaque nerveuse qui se dirige en haut et en arrière, aboutissant à la formation d'une « plaque de Cardiocéphalie », bien typique pour les cas les mieux prononcés de cette anomalie. Ces deux processus (l'un survenant au sein de l'ébauche du cœur et l'autre dans celle de l'encéphale) se produisant simultanément même dans les stades les plus jeunes et dans les cas les plus typiques (comme par exemple dans les deux premiers embryons que nous avons décrits), il est très difficile d'établir le lien causal qui les unit l'un à l'autre. En d'autres termes, la question se pose de savoir si c'est le refoulement du cerveau en arrière qui provoque, par action purement mécanique, le déplacement vers l'avant du cœur, ou, au contraire, si c'est ce déplacement de l'ébauche cardiaque qui permet à la paroi antérieure du cerveau de poursuivre son accroissement anormal en haut et en arrière ?...

Car tels sont bien les deux processus essentiels et *primaires* de l'anomalie en question. Il me semble ainsi que, notamment, la formation des plis ectodermiques multiples, suppléant au *stomodaeum*, ne sont que des phénomènes d'ordre secondaire (malgré tout l'intérêt théorique qu'ils présentent), conditionnés par la disposition primitive et rentrant dans la catégorie des formations régulatrices.

Dans la seconde moitié de ce travail, nous avons démontré que, dans les cas que nous avons désignés comme ceux de la pseudo-cardiocéphalie, le déplacement du cœur en avant de la tête de l'embryon peut bien s'accomplir, sans que l'ébauche cérébrale subisse en même temps les modifications typiques pour les Cardiocéphaliens vrais, c'est-à-dire le renversement en arrière de sa partie antérieure et la formation d'une « plaque cardiocéphalique ». Ainsi, il n'y a aucune nécessité d'admettre l'action mécanique de cette « plaque » sur les ébauches endodermo-cardiaques, dont le déplacement n'exige point, comme une *conditio sine qua non*, la présence d'une anomalie, en apparence corrélative, du cerveau renversé... Avouons que nos premiers cas de Cardiocéphalie véritable suggèrent assez fortement cette hypothèse d'une tension mécanique, dépendant du déplacement précoce de la région antérieure de l'encéphale ; mais l'exemple des pseudo-cardiocéphaliens prouve assez clairement le contraire. On pourrait, à la rigueur, dire que,

chez les formes qui imitent la Cardiocéphalie, atteintes en même temps de Platyneurie, l'action mécanique sur les ébauches cardiaques s'exerce par le bord antérieur de la plaque nerveuse qui s'insinue *au-dessous* du reste du système nerveux (contrairement à ce qui se passe dans la Cardiocéphalie typique). Grâce à un tel déplacement (à comparer les microphotographies 22, 24 et 26), tout le complexe pharyngo-cardiaque subirait une pression qui le déplacerait vers l'avant. Mais, d'autre part, une telle hypothèse ne s'applique aucunement au cas figuré sur les microphotographies 27 et 28, où le déplacement si appréciable du cœur n'a aucun correspondant dans la configuration de la région céphalique de la plaque nerveuse...

Ainsi donc, l'action mécanique exercée par l'encéphale anormal ne saurait point être invoquée comme l'*intimum movens* de la formation déplacée du complexe pharyngo-cardiaque. L'admettre, en dépit des preuves évidentes du contraire, reviendrait à méconnaître la justesse de la remarque d'ET. RABAUD, qu'en tératogénie... « explication *positive* n'est pas la même chose qu'explication *simplicite*, mécanique au sens étroit du mot » (19, p. 14). Comme dans tant d'autres formes monstrueuses, la cause première de la Cardiocéphalie nous échappe — actuellement, du moins. La relation de cette monstruosité avec les modifications appréciables du milieu (les Cardiocéphaliens apparaissent dans les conditions bien normales de l'incubation), aussi bien que les corrélations intimes entre les ébauches qui y entrent en jeu, restent inconnues, et nous n'avons qu'à nous borner, pour le moment, au côté purement descriptif de cette forme monstrueuse. Nous possédons une indication, légère, au sujet de la corrélation possible entre la Cardiocéphalie et l'état de l'aire vasculaire; nous avons constaté, dans quelques cas de cette anomalie, un certain arrêt de développement de l'aire vasculaire, s'étendant trop faiblement vers l'avant du blastoderme... Mais d'une part, ce phénomène n'est point constant ni nécessaire dans la formation de la Cardiocéphalie, et d'autre part, un tel raccourcissement du réseau de la circulation vitelline aboutirait plutôt à la formation d'un cœur situé trop en arrière qu'en avant... Nous ne signalons ce détail qu'en vertu de « l'idée qu'il n'y a pas, en tératologie, de petits faits négligeables (ET. RABAUD, 17, p. 2).

Tout de même, notre « résignation purement morphologique » n'exclut pas quelques applications des faits étudiés aux problèmes d'embryologie normale. Les conformations inusitées du cerveau et de la région pharyngo-cardiaque des Cardiocéphaliens ont créé des conditions nouvelles pour le comportement morphogénique de l'ectoderme extra-céphalique et de l'endoderme pharyngien. Nous avons constaté que la première de ces ébauches, ne formant chez les embryons normaux qu'un seul pli sous-céphalique, corrélativement à la fois à la formation de la *fovea cardiaca* et à la terminaison céphalique du cerveau, est capable, dans les cas de la disjonction anormale de ces deux foyers organogéniques, de produire deux plis séparés, s'orientant suivant la position de ces foyers... Je crois que ce fait (si évident par exemple chez l'embryon des microphotographies 10-13) pourrait servir de preuve irréfutable contre toute idée de la formation *passive* des plis fournissant la *fovea cardiaca* et le pharynx, due simplement (trop simplement, en effet !) à la seule conséquence mécanique de l'accroissement du corps embryonnaire s'élevant au-dessus du blastoderme... Nous avons ici encore un exemple bien frappant d'une corrélation « morphesthétique » (je me permets d'employer ce terme, sans lui attribuer, d'ailleurs, une signification par trop métaphysique) entre les ébauches dont les unes se forment « à la rencontre » des autres, ou en contact avec elles.

Un autre fait, non moins curieux à mon avis, nous est fourni par les dispositions comparables à celles des microphotographies 22 et surtout 24. Cette différenciation histologique de l'ébauche pharyngienne *in plano*, sans plissement préalable de la couche endodermique (et même, dans le second de ces cas, sans corrélation avec le repli correspondant de l'ectoderme), présente un exemple bien typique de l'indépendance assez large de la morphogenèse *constructive* et de celle d'histogenèse. La construction d'un repli ou d'un tube ne paraît point être la condition nécessaire pour qu'une ébauche évolue histogénétiquement dans sa direction habituelle. C'est un phénomène comparable à la différenciation du tissu nerveux aux dépens de la plaque cérébrale étalée des Cyclocéphaliens.

Pour terminer, il nous reste à établir la position systématique de la Cardiocéphalie, et des formes qui s'y rapprochent :

dans les cadres du système tératogénique. Même, à la simple analyse superficielle de cette forme monstrueuse, il est facile de se rendre compte que la doctrine classique de « l'arrêt » et de « l'excès » de développement ne saurait y être appliquée. Par contre, en nous adressant à la terminologie d'ET. RABAUD (20) nous pourrions assigner à la Cardiocéphalie la position parmi les *formations déplacées*, comme par exemple la Plagiencéphalie. D'autre part, dans les cas où la « plaque cardiocéphalique » se forme aux dépens de la région antérieure du cerveau, nous aurons aussi à faire à la *végétation désorientée*, au même titre que chez les Omphalocéphaliens. Car n'oublions pas que divers processus tératogéniques primaires peuvent se rencontrer sur le même terrain embryonnaire, n'étant que « des catégories propres à faciliter la recherche » (ET. RABAUD).

*Institut d'Anatomie comparée de l'Université de Varsovie.
Novembre 1920.*

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1. B. LWOFF. — *La formation des feuilletts germinatifs et l'origine de la corde et du mésoderme chez les Vertébrés*, Moscou, 1893 (en russe. Le même travail a paru en allemand dans le *Bulletin de la Soc. Impér. des Naturalistes*, Moscou, 1891).
2. E. SCHWALBE. — *Die Morphologie der Missbildungen des Menschen und der Tiere*. III Teil. 2 et 14 Liefer, 1909-1913.
3. ET. RABAUD. — Etude embryologique de l'Ourentérie et de la Corden-térie, types monstrueux nouveaux se rattachant à l'Omphalocéphalie, *Journal de l'Anatomie et de la Physiologie*, 1900.
4. J. TUR. — Un type nouveau de monstruosité : l'Entérotélie, *C. R. de la Société des Sciences de Varsovie*, 1915.
5. C. HILL. — Developmental history of primary segments of the Vertebrate head, *Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog.*, 1900.
6. W.-A. LOCY. — Metameric segmentation in the medullary folds and embryonic rim, *Anat. Anzeiger*, 1894.
7. J. TUR. — Une forme nouvelle de monstruosité embryonnaire : la Cardiocéphalie, *C. R. du XI^e Congrès des médecins et naturalistes polonais à Cracovie*, 1911 (en polonais).
8. G. POTWOROWSKI. — Etudes tératogéniques, *Travaux de la Société des Sciences de Varsovie*, 1917.

9. J. TUR. — Sur une série d'embryons monstrueux provenant de poules primipares, *Bull. de la Soc. Philomathique de Paris*, 1907.
 10. M. DUVAL — *Atlas d'Embryologie*, Paris, 1889.
 11. J. TUR. — Les débuts de la Cyclocéphalie (Platyneurie embryonnaire) et les formations dissociées, *Bull. de la Soc. Philomat. de Paris*, 1906.
 12. J. TUR. — Sur l'accroissement de l'aire vasculaire des embryons d'Oiseaux normaux et platyneuriques, *C. R. de la Soc. des Sciences de Varsovie*, 1910.
 13. J. TUR. — Nouvelles recherches sur le développement du système nerveux des monstres platyneuriques, *Travaux de la Soc. des Sciences de Varsovie*, 1915.
 14. KAROL HESSEK — Die Bedeutung der normalen Lage der Keimscheibe für die Entwicklung des Hühneries, *Bulletin de l'Académie des Sciences de Cracovie*, 1914.
 15. ET. RABAUD. — Sur la nature des relations entre la rétine et le cristallin, *Zoologischer Anzeiger*, 1907.
 16. J. TUR. — Sur l'asymétrie normale dans le développement de l'aire vasculaire des embryons d'Oiseaux, *C. R. de la Soc. des Sciences de Varsovie*, 1915.
 17. ET. RABAUD. — Essai de Tératologie. Embryologie des poulets omphalocéphales, *Journal de l'Anatomie et de la Physiologie*, 1898.
 18. J. TUR. — Sur le développement anormal du parablaste dans les embryons de Poule (Parablaste sous-germinal), *Bull. de la Soc. Philomat. de Paris*, 1906.
 19. ET. RABAUD. — Discussion sur le mode de formation de l'Omphalocéphalie, *Anatomischer Anzeiger*, 1907.
 20. ET. RABAUD. — La tératogénèse. Etude des variations de l'organisme, *Encyclopédie Scientifique*, Paris, 1914.
-

A. VANDEL

Préparateur à la Sorbonne.

RECHERCHES EXPÉRIMENTALES SUR LES

MODES DE REPRODUCTION

des PLANAIRES TRICLADES PALUDICOLES

SOMMAIRE

	Pages
AVANT-PROPOS	344
INTRODUCTION	346
CHAPITRE I. MATÉRIEL ET MÉTHODES. — 1. Espèces étudiées, p. 351. — a. <i>Polycelis cornuta</i> ; b. <i>Planaria alpina</i> ; c. <i>Pl. subten-</i> <i>taculata</i> ; d. <i>Pl. vitta</i> . — 2. Méthodes de culture, p. 362. — 3. Sec-	
tions, p. 363. — 4. Technique	363
CHAPITRE II. LA REPRODUCTION ASEXUÉE. — 1. Historique de nos connaissances sur la reproduction asexuée des Triclaides, p. 364. —	
2. Liste des Planaires présentant un mode de reproduction asexué, p. 370. — 3. Description du processus de scission, p. 375. — 4. Frag-	
mentations anormales et pathologiques, p. 378. — 5. Niveau du plan de scission, p. 381. — Taille des individus se divisant, p. 385.	
— 7. Intervalles d'une scission à l'autre, p. 386. — 8. La nature du processus de scission chez les Planaires paludicoles. Autotomie ou formation de zoïdes, p. 386. — 9. Action des facteurs externes sur la scission, p. 391. — 10. Le mécanisme de la scission. Expériences de décapitation, p. 397. — 11. Origine de la reproduction asexuée, p. 410. — 12. Comparaison avec d'autres modes de reproduction asexuée	415
CHAPITRE III. LA RÉGÉNÉRATION. — 1. Régénération des frag- ments postérieurs de Planaires. Etude morphologique, p. 420. —	
2. Etude histologique de la régénération et de la différenciation, p. 425. — a. Dédifférenciation des glandes génitales. — b. Dédif-	
férenciation des organes copulateurs. — c. Epigenèse ou préfor-	
mation.	
CHAPITRE IV. LA REPRODUCTION SEXUÉE. — I. Phénomènes de reproduction, p. 435. 1. Accouplement. 2. Cocons. 3. Epoques de ponte. 4. Développement. — II. La Régénération des glandes géni-	
tales, p. 444. 1. Historique. 2. Expériences. 3. Question du	

soma et du germen. 4. Le développement des gonades dans l'ontogénèse et la régénération. 5. Genèse de l'état asexué. 6. Action des facteurs externes sur le développement des gonades. — III. Le déterminisme du développement de l'appareil copulateur, p. 453. 1. Introduction. 2. Evolution des glandes génitales. 3. Le développement des organes copulateurs. 4. Premières expériences de régénération. 5. Expériences de castration. 6. Quelles sont les glandes qui interviennent? 7. Rapport entre le nombre et l'état des testicules et le développement des organes copulateurs. 8. Quel est le mode d'action des testicules? 9. Conclusions.

CHAPITRE V. COMPARAISON ET RAPPORTS ENTRE LES DEUX MODES DE REPRODUCTION. — 1. Introduction, p. 477. — 2. Hérité- dité du mode de reproduction, p. 478. — 3. Cycle évolutif, p. 483. 4. Comparaison entre les deux catégories de jeunes, p. 484. — 5. Opposition des deux modes de reproduction, p. 485. — 6. Action des facteurs externes sur le cycle évolutif, p. 488. — 7. Significa- tion et rôle de la fécondation, p. 493. — 8. Vieillessement et rajeu- nissement	495
RÉSUMÉ	503
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE	506

AVANT-PROPOS

Les recherches qui font l'objet de la présente étude ont été poursuivies pendant les années 1918-1921 au Laboratoire d'Evolution des Êtres organisés.

M. le Professeur CAULLERY a bien voulu, pendant tout le cours de ce travail, me prodiguer ses conseils et ses avertissements et me faire profiter des observations que lui avait suggérées une longue expérience des études biologiques. De plus, en m'agréant comme préparateur au Laboratoire d'Evolution, il m'a permis de poursuivre ces recherches dans les meilleures conditions de travail et de documentation. Je tiens à lui en exprimer ici ma profonde gratitude.

M. le Professeur RABAUD m'a témoigné, depuis le début de mes études, une profonde et constante bienveillance; je ne saurais trop l'assurer de ma sincère reconnaissance. D'autre part, en m'enseignant à me méfier des explications verbales et à ne point accepter les théories les plus en vogue sans les soumettre à une critique serrée, il m'a rendu le plus utile service; j'ai commencé par appliquer à moi-même cette sage méthode,

et l'on verra, au cours de ce travail que, plus d'une fois, j'ai été amené à reviser complètement mes premières opinions.

M. le Professeur CH. PEREZ, avec une extrême obligeance, s'est bien souvent mis à ma disposition pour me fournir des renseignements tant théoriques que pratiques qui m'ont été des plus précieux. Je tiens à l'assurer ici de toute ma gratitude.

J'adresse aussi tous mes remerciements à M. EDMOND BORDAGE dont j'ai, plus d'une fois, mis à contribution la vaste érudition et les profondes connaissances biologiques, tout particulièrement en ce qui a trait à la régénération.

Au début de ce travail, je ne saurais oublier M. R. DE LA VAULX, à qui je suis lié par une amitié de longue date ; c'est au cours de conversations et de discussions surgies presque chaque jour entre nous que se sont dégagées et élaborées bien des idées, que l'on trouvera dans le présent travail.

Enfin, je ne voudrais pas manquer de rendre hommage aux talents du garçon de laboratoire, JOSEPH GATELLIER, dont l'ingéniosité est appréciée par tous ceux qui l'ont employé ; j'ai pu établir, grâce à lui, plusieurs installations délicates : glacières, étuves, appareils d'aération, etc., qui ont permis de mener à bien des expériences difficiles.

J'adresse aussi mes remerciements à la DIRECTION DU *Bulletin Biologique*, qui a bien voulu accepter, dans son périodique, le présent travail.

INTRODUCTION

« On sait que les phénomènes naturels paraissent de plus en plus compliqués à mesure qu'on les étudie davantage ».

E. G. CONKLIN : *L'Hérédité et le Milieu*, trad.
HERLANT, 1920, p. 151.

Certaines Planaires d'eau douce se reproduisent non seulement par œufs et la voie sexuée normale, mais encore plus simplement, par division transversale. Au cours de recherches purement faunistiques, j'avais été frappé par les rapports qui existent chez ces animaux entre les conditions de milieu et le mode de reproduction (VANDEL, 1919 *a*). Ces observations sont le point de départ du présent travail. Je m'étais proposé, au début de cette étude, un double but : d'une part, chercher à préciser le déterminisme de chaque mode de reproduction ; d'autre part, essayer, par une comparaison minutieuse entre individus sexués et scissipares, de mettre en évidence la signification profonde de la fécondation.

En ce qui concerne le premier point, les observations que j'avais faites dans la nature (et il en est toujours ainsi, quand on se contente de simples observations, sans y adjoindre l'expérimentation et les cultures méthodiques) semblaient fournir la solution du problème : les agents externes (nourriture, température, etc.) constituaient, très vraisemblablement les causes fondamentales déterminant le mode de reproduction ; il ne restait plus qu'à préciser les détails de cette action. Mais comme l'a dit un philosophe moderne : « Dans la science, le vraisemblable n'est pas souvent le vrai » ⁽¹⁾. Je suis arrivé, au cours de ce travail à une conception toute différente, qui s'est imposée à moi, d'autant plus fortement que mes expériences se multipliaient.

(1) LÉVY-BRUHL. *La Morale et la Science des mœurs*, p. 126.

Les facteurs externes, auxquels j'ai toujours accordé la plus grande attention, ne remplissent pas dans le déterminisme du cycle et du mode de reproduction le rôle capital qu'on a voulu leur faire jouer. Les facteurs externes (et tout spécialement la température) accélèrent, retardent ou même inhibent certaines phases du cycle (de même que bien d'autres réactions vitales). Mais à cela se borne leur action ; la réaction elle-même, son mode et ses particularités, sont déterminés par la constitution héréditaire de l'individu, par son *génotype*, comme disent les généticiens modernes.

Cette conception ressortira clairement, je l'espère, de la présente étude. Le fait que le cycle évolutif est déterminé fondamentalement par des facteurs héréditaires et n'est influencé que superficiellement par les conditions de milieu, constitue, à mon avis, l'un des résultats les plus importants de ce travail. Et, je crois, que l'étude consciencieuse des cycles de reproduction (où se succèdent des générations sexuées et asexuées, ou à œufs fécondables et parthénogénétiques) conduirait, et nous y reviendrons plus loin, à des conclusions analogues.

Quant au second problème, celui de la signification de la fécondation, il est d'une importance capitale. La fécondation a un double rôle : d'une part, une fonction dynamique : l'excitation qui déclenche la segmentation de l'œuf ; le mécanisme de cette action, encore mystérieux il y a peu d'années, a été singulièrement éclairci par les recherches récentes de parthénogenèse expérimentale, de mérogonie, de polyspermie, etc. ; d'autre part, un rôle beaucoup moins connu dans une série de phénomènes d'ordre très général : hérédité, variabilité, rajeunissement, etc. Je comptais pouvoir, à la suite d'études comparatives entre planaires sexuées et scissipares, jeter quelque lumière sur cette seconde fonction encore si obscure. J'avais cru, à un moment donné, en fournir une solution, tout au moins partielle, et voir dans la fécondation une source de rajeunissement, nécessaire au maintien de l'espèce. Mais des observations ultérieures n'ont pas confirmé ce que les premières semblaient avoir établi. Dans beaucoup de cas, et en particulier chez plusieurs Planaires, la fécondation ne paraît pas indispensable à la conservation de l'espèce, et ne semble même pas la favoriser en quelque manière. Le rajeunissement peut se pro-

duire très vraisemblablement, ainsi que nous le verrons à la fin de ce travail, tout à fait indépendamment de la reproduction sexuée et même de toute reproduction. Plusieurs théories ont cherché à expliquer le rôle de la fécondation, mais, encore que chacune renferme probablement une part de vérité, elles exigent toute la nécessité et l'universalité de la reproduction sexuée et ne rendent pas compte des exceptions si nombreuses et si variées que présente ce processus. Nous devons avouer qu'à l'heure actuelle, nous ignorons à peu près tout du déterminisme et du rôle de la fécondation.

Il paraît cependant difficile de dénier toute importance à un phénomène aussi général qui constitue le processus fondamental de la sexualité, et qui se retrouve dans l'ensemble des deux règnes organiques, sous les aspects les plus divers, il est vrai, mais qui, néanmoins, conserve toujours ses caractéristiques essentielles. On comprend mal comment un processus aussi compliqué qui ne peut se réaliser parfois que par des voies si extraordinairement détournées, et qui n'est même pas lié essentiellement à la reproduction (comme cela se voit nettement chez les êtres unicellulaires) n'eût pas été éliminé depuis longtemps par la sélection, s'il ne se rattachait à quelque phénomène capital ; mais la signification de ce phénomène nous échappe encore.

D'ailleurs, je pense maintenant que ce ne sont point les organismes supérieurs, Métazoaires ou Phanérogames, qui nous livreront la solution du problème ; il y a chez eux trop de processus accessoires, secondaires : parthénogenèse, autofécondation, reproduction asexuée, etc., qui viennent masquer le rôle primordial de la fécondation. Ce sont les organismes les plus simples, ceux qui présentent les premières manifestations de la sexualité (les Thallophytes, en particulier), qui nous permettront, peut-être, de discerner non seulement le rôle, mais encore, et ce qui est aussi important, le déterminisme de ce phénomène.

Cette opinion ne trouverait, peut-être, pas meilleure confirmation qu'en l'examen de l'œuvre d'Emile MAUPAS et des conclusions qui s'en dégagent. Ce chercheur modeste dont tous les travaux font preuve du plus grand sens biologique, a été constamment préoccupé par le grand problème de la fécondation.

Amené par l'étude des Infusoires à reprendre la question de la conjugaison chez ces organismes, il a été conduit à émettre la théorie du rajeunissement karyogamique que l'on connaît : la conjugaison est un processus qui assure le rajeunissement des cellules germinales et leur permet ainsi d'échapper à la mort, à laquelle sont voués tous les autres éléments ⁽¹⁾. MAUPAS s'est efforcé, par la suite, d'étendre à d'autres organismes, cette hypothèse fondée sur l'étude des seuls Infusoires. Ces recherches n'ont, en général, apporté aucune solution nette du problème de la fécondation, et c'est ce qui explique que plusieurs de ces travaux, dont quelques-uns cependant considérables, soient restés inédits ⁽²⁾.

En 1889, au moment où son grand mémoire sur la conjugaison des Ciliés venait de paraître, MAUPAS mettait en culture plusieurs espèces de Rotifères ; ses recherches sur *Hydatina senta* ont, seules, fait l'objet de courtes notes. Mais, dans le même moment, il élevait un Bdelloïde, *Adineta Vaga* qu'il arrivait à maintenir en cultures parthénogénétiques du 15 mars 1889 jusqu'en septembre 1893 (c'est-à-dire pendant 4 ans 1/2) ; et cela, sans voir apparaître, à aucun moment, de formes sexuées ⁽³⁾. La parthénogenèse peut donc se maintenir, chez certaines espèces, tout au moins, de façon pratiquement indéfinie.

En 1891, il étudiait la multiplication asexuée des oligochètes limicoles (œuvre posthume, 1919), et arrivait à conserver pendant cinq ans des *Naïs elinguis*, se reproduisant exclusivement par bourgeonnement. Là encore, la fécondation semble inutile à la conservation de l'espèce.

Enfin, en 1900, il publiait son beau travail sur *Les Modes et formes de reproduction des Nématodes* où il signalait que chez

(1) Les études récentes, et tout particulièrement celles de WOODRUFF et ERDMANN (1914) ont montré que les Infusoires sont loin de représenter des organismes simples et primitifs, et, que les phénomènes d'« endomixie », comparables à une sorte de parthénogenèse (HERTWIG, 1914 ; CALKINS, 1915) peuvent remplacer complètement la conjugaison. L'endomixie peut assurer le maintien indéfini de l'espèce ; les cultures de WOODRUFF ont atteint, aux dernières nouvelles (1921), 8.400 générations.

(2) Je tiens à remercier tout particulièrement M. le Professeur CAULLERY qui m'a permis de prendre connaissance des notes de travail de MAUPAS et d'y retrouver plusieurs études inédites.

(3) On sait, en effet, que les ♂ de Bdelloïdes sont jusqu'ici inconnus.

plusieurs *Rhabditis*, l'autofécondation semble être la règle générale.

Ainsi donc, la parthénogenèse, le bourgeonnement, l'autogamie, tout aussi bien que la fécondation croisée, permettent à certaines espèces de se maintenir et de se perpétuer indéfiniment dans de bonnes conditions. La signification de la fécondation croisée reste obscure. Et cette série de recherches amenait le savant biologiste d'Alger à formuler en 1899 (œuvre posthume, 1919, p. 151) une conclusion bien différente de celle que lui avait suggérée dix ans plus tôt l'étude des Infusoires : « La fécondation ne répond nullement, dit-il, à un besoin universel et absolu de la vie. Beaucoup d'êtres vivent et se reproduisent sans que la fécondation intervienne dans leur existence. Certains, même, d'origine gamogénétique indiscutable, peuvent se maintenir et se multiplier indéfiniment par agamogenèse. La karyogamie fécondatrice est donc un processus surajouté à la multiplication ; elle n'est qu'un cas particulier de cette propriété universelle de la matière vivante. Son rôle et sa signification ne sont pas encore complètement connus. Comme la sexualité, elle n'est évidemment qu'une adaptation spéciale et limitée ».

Conduit par l'étude des divers modes de reproduction des Planaires à examiner le problème de la fécondation, je suis arrivé, comme MAUPAS, à un résultat négatif. La solution du problème ne nous sera pas fournie, je crois, par l'étude des animaux supérieurs, mais, c'est, comme je l'ai dit plus haut, chez les formes les plus simples qu'il la faudrait chercher.

Si aucune conclusion positive sur la signification de la fécondation ne ressort de cette étude (et ce résultat négatif n'est peut-être pas complètement dépourvu d'intérêt), par contre, d'autres questions qui ne faisaient point partie de mon plan primitif, ont surgi au cours de ce travail ; elles ont fait l'objet de recherches détaillées et m'ont permis d'apporter sur les problèmes de la régénération, de la différenciation, des caractères sexuels secondaires, etc., des données nouvelles et intéressantes. Cette étude n'aurait d'ailleurs pas été inutile même si elle n'avait servi qu'à mieux nous faire sentir l'effroyable complexité des phénomènes biologiques et la vanité des théories qui prétendent ramener toutes les manifestations de la vie à quelques lois simples et schématiques.

CHAPITRE I

MATÉRIEL et MÉTHODES

SOMMAIRE. — 1. Espèces étudiées : a. *Polycelis cornuta*. b. *Planaria alpina*. c. *Pl. subtentaculata*. d. *Pl. vitta*. — 2. Méthodes de culture. — 3. Sections. — 4. Technique.

1. Espèces étudiées.

Ainsi que nous le préciserons au chapitre II, quatre espèces de Planaires triclades paludicoles présentent en Europe, un mode de reproduction asexué ; ce sont *Polycelis cornuta*, *Planaria alpina*, *Pl. subtentaculata* et *Pl. vitta*. J'ai pu étudier ces quatre espèces, mais de façon diversement approfondie. *Polycelis cornuta* a été mon principal objet de travail, tout d'abord en raison de la facilité avec laquelle je pouvais me procurer cet animal, et ensuite, à cause de la coexistence des deux modes de reproduction, sexué et asexué, qui fait de cet organisme un sujet de choix pour l'étude que je m'étais proposée. *Planaria alpina* qui se multiplie moins fréquemment par scission, et qui est d'un élevage plus délicat, est moins favorable que *Pol. cornuta* pour ce genre de recherches ; cette planaire m'a servi surtout à vérifier et à étendre les résultats obtenus avec l'espèce précédente. J'ai pu me procurer *Pl. subtentaculata* au cours de la dernière année de ce travail ; elle se multiplie exclusivement par division transversale et ne fournit donc aucune donnée sur les rapports entre les deux modes de reproduction, sexué et agame. Enfin j'ai pu faire, à diverses reprises, quelques observations et expériences sur *Pl. vitta*.

Il est nécessaire, avant d'entreprendre l'étude des modes de reproduction de ces animaux, de donner quelques indications sur leur anatomie et leur répartition géographique ; nous aurons à faire usage de ces données au cours de ce travail.

a. *Polycelis cornuta* Johnson.

Cette espèce doit porter, comme l'ont fait remarquer JOHNSON (1885), OERSTED (1844), ZACHARIAS (1886), DE BEAUCHAMP (1909), le nom de *Polycelis felina* qui lui a été attribué par DALYELL en 1814. Le nom de *Pol. cornuta* donné d'abord par JOHNSON en 1822, puis par O. SCHMIDT en 1860, est donc postérieur, mais il est si universellement répandu, surtout depuis les travaux de VOIGT, que son changement entraînerait, peut-être, plus de confusion que de profit.

On trouvera une description de cette planaire dans les monographies de O. SCHMIDT (1860) et de BÖHMIG (1909). Comme toutes les espèces du genre *Polycelis*, cet animal possède un grand nombre d'yeux répartis sur les bords antérieur et latéraux de la tête. La région céphalique présente des tentacules saillants qui lui ont fait donner le nom de *cornuta* ou de *felina* (par ce dernier terme, DALYELL avait voulu rappeler la ressemblance avec une tête de chat). L'une des particularités les plus caractéristiques de cette forme, et dont on ne retrouve l'analogue chez aucune planaire d'eau douce, est l'existence d'une poche spéciale, située derrière l'appareil copulateur, s'ouvrant par un orifice indépendant et contenant des organes dits « musculo-glandulaires ». La nature et le rôle de ces organes sont encore inconnus; j'ai résumé nos connaissances sur ce point dans un autre travail (VANDEL, 1921 *d.*). L'appareil génital présente aussi quelques particularités intéressantes : l'atrium génital est nettement séparé en deux régions : l'*atrium genitale commune*, et l'*atrium genitale masculinum*; nous verrons plus loin (p. 458) que ces deux parties ont une origine différente; elles naissent d'ébauches distinctes qui ne se réunissent que secondairement. La base du canal utérin présente un sphincter musculaire considérable qui est indiqué dès les premiers stades du développement.

Pol. cornuta présente une grande variabilité dans le nombre des poches et organes musculo-glandulaires; j'ai pu distinguer un certain nombre de variétés (*var. viganensis*, *Borellii*, etc.) pour l'étude desquelles je renvoie à mon précédent travail (VANDEL, 1921 *d.*). Je compte d'ailleurs prochainement reprendre en détail cette question.

Répartition géographique. — A la suite des travaux de VOIGT (1894 *b*, p. 162 ; 1900, p. 1 ; 1901 *b*, p. 225 ; 1904, p. 110 ; 1905, p. 181 ; 1907, p. 67) on a voulu considérer *Pol. cornuta* comme un animal arctico-alpin et en faire un reliquat glaciaire. Or, rien n'est plus inexact. Cette espèce fait précisément défaut dans le nord de l'Europe et dans les hautes montagnes ; elle est, par contre, répandue dans toutes les régions tempérées de l'Europe moyenne ; elle ne paraît même pas rare dans la zone méditerranéenne, et je l'ai trouvée aux environs de Montpellier qui est justement la ville de France où l'on a enregistré les températures les plus élevées.

Passons maintenant rapidement en revue les diverses stations où cette espèce a été signalée ; la carte ci-jointe (fig. 1) permettra de suivre plus aisément cette énumération ; elle donne, d'ailleurs une représentation partiellement inexacte de la répartition de cet animal, du fait que certaines régions ont été beaucoup mieux explorées que d'autres ; c'est ainsi que la faune turbellarienne de la Suisse est bien connue, alors que nous ne possédons que des documents encore très vagues sur les planaires de l'ouest et du midi de la France.

Dans les Alpes, cette espèce paraît peu commune, au moins dans les hautes régions. M. le Professeur LÉGER, que je remercie de son extrême obligeance, a bien voulu me donner quelques renseignements sur la répartition de cette Planaire dans les Alpes françaises : « Cette espèce, m'écrit-il, paraît répandue dans les Alpes du Dauphiné, mais elle remonte beaucoup moins haut que *Pl. alpina* ; un de mes élèves la signale comme fréquente vers 1.000 mètres ». BORELLI (1893) la rencontre en quelques points des Alpes-Maritimes. R. MONTI (1904) la trouve au lac de Zyole, dans la vallée du Vertosan (à 2.521 mètres d'altitude ; c'est la station la plus élevée connue, mais il s'agit ici d'un lac et non d'un ruisseau). ZSCHOKKE (1900) signale l'absence de *Pol. cornuta* dans la zone vraiment alpine, et STEINMANN, dans sa revision des planaires suisses (1911) ne l'indique que de Lugano, Interlaken et Lucerne. Elle paraît, par contre, assez commune dans les plaines du nord de l'Italie : environs de Turin (BORELLI, 1893), de Pavie (BALSAMO-CRIVELLI, 1865), de Vérone (GARBINI, 1895). Enfin, dans la zone subalpine, elle a été trouvée aux environs de Gratz par O. SCHMIDT (1860)

et MICOLETZKY (1907), en Carinthie par LATZEL (1876), et à Trieste par STEINMANN (1906).



Fig. 1. — Répartition de *Polycelis cornuta*.

Dans les Pyrénées, BORELLI (1905) l'a rencontrée en plusieurs points; elle présente, d'ailleurs, dans cette région une série de variétés remarquables que j'ai étudiées ailleurs (VANDEL,

1921 *d*). DE BEAUCHAMP (1920) la signale également aux environs de Saint-Girons, dans l'Ariège.

Mais son véritable domaine semble être, bien plus que les hautes chaînes, les régions de moyennes montagnes et de collines. La *var. viganensis* a été, tout d'abord, trouvée par DUGÈS (1830) au Vigan, dans les Cévennes; elle descend de là jusqu'à Montpellier (VANDEL, 1921 *d*). Elle ne paraît pas rare en Auvergne (BRUYANT, 1908). Dans le Jura, la répartition de cette espèce est fort bien connue grâce aux travaux de FUHRMANN (1894), de DUPLESSIS (1897), de VOLZ (1900), de STEINMANN (1906, 1907, 1911), de THIÉBAUD (1908), de VIRIEUX (1911, 1912), de BORNHAUSER (1912) et aux observations de l'auteur. *Pol. cornuta* existe dans la « Haute-Chaine », mais ne semble pas dépasser 1.000 mètres (la station la plus élevée que je connaisse est la source du Doubs, près Mouthe, à 937 mètres d'altitude). Elle descend, par contre, dans la zone du vignoble et dans la plaine, et cela, sur les deux versants de la chaîne : en Suisse, elle a été signalée à Orbe, Cossonay, Auvernier, Saint-Blaise, Aarberg, Soleure, Olten, aux environs de Bâle, etc.; en France on l'a rencontrée à Champagnole, Syam, Fioget, Chambly, Chalin, etc., etc.

Dans les Vosges, elle ne paraît pas rare non plus (LAUTERBORN, 1904; BRESSLAU, 1910; BURR, 1912; MERCIER, 1912). On la rencontre également dans la Forêt-Noire (STRUBELL, *in* VOIGT, 1894 *b*, p. 165; ZSCHOKKE, 1902; LAMPERT, 1904; STEINMANN, 1906; SCHUCKMANN, 1910). Elle paraît d'ailleurs très répandue dans toutes les moyennes montagnes de l'Europe centrale : Haardt (VOIGT, 1896), Pfälzerwald (LAUTERBORN, 1904), Taunus (VOIGT, 1901 *a*, 1901 *b*), Hundsrück (VOIGT, 1892 *b*, 1896, 1905), Eifel (VOIGT, 1896, 1907), Siebengebirge (VOIGT, 1901 *a*), Hautes-Fagnes ⁽¹⁾ (VOIGT, 1903, FRÉDÉRICQ, 1904), Sauerland (THIENEMANN, 1912), Meissner (VOIGT, 1896), Rhön (VOIGT, 1896), Thüringer Wald (S. SCHULTZE *in* O. SCHMIDT, 1860, p. 26; VOIGT, 1896; THIENEMANN, 1908), en Wurtemberg et en Bavière (LAMPERT,

(1) M. BONDRONT, préparateur à l'Université de Liège, a eu la grande amabilité de récolter à mon intention des Planaires dans les Hautes-Fagnes belges. Comme l'avait déjà remarqué FRÉDÉRICQ, *Pol. cornuta* paraît commune dans les petits ruisseaux de cette région; elle se rencontre jusqu'aux environs de Liège, à Beaufays.

1904; ENSLIN, 1907), Böhmerwald (VEJDOVSKY, 1895), Isergebirge (ZACHARIAS, 1886).

Elle est donc extrêmement commune dans les régions accidentées de l'Europe moyenne ; elle est également très répandue dans les pays de plaine. On l'a signalée en bien des points du nord et de l'est de la France : à Wimereux (GIARD, 1879 ; HALLEZ, 1890-1893), à Roisin, en Belgique (HALLEZ, 1890-1893), à Neufchatel, dans le pays de Bray (DE BEAUCHAMP, 1918), aux environs de Paris, où elle est très commune (GIARD, 1879 ; DE BEAUCHAMP, 1909 ; VANDEL, 1919 *c*), près de Caen (MERCIER, 1921). Elle paraît très commune en Normandie, autant qu'il m'a pu en juger au cours d'une rapide excursion ; j'ai trouvé cette planaire près de Sées (Orne) ainsi qu'aux environs d'Alençon, dans la forêt d'Ecouvès (Orne) et dans la forêt de Perseigne (Sarthe). Elle est probablement très répandue en Bretagne, dont les forêts d'Ecouvès et de Perseigne constituent d'ailleurs les premiers promontoires, mais elle n'y a pas été recherchée jusqu'ici. Elle est commune dans l'est de la France : elle existe dans les départements de l'Aube (DE BEAUCHAMP, 1918), de la Haute-Marne (observations personnelles), de la Côte-d'Or (Paris, 1918), de la Haute-Saône (VIRIEUX, 1912, et observations personnelles).

La répartition de *Pol. cornuta* dans l'ouest et le midi de la France est encore fort mal connue ; cette espèce ne paraît cependant pas y être rare comme l'indiquent les quelques jalons que nous possédons. Elle a été signalée près de Bordeaux par DES MOULINS (1830) ; M. GRASSÉ m'a envoyé des exemplaires de cette espèce provenant d'un affluent de la rive gauche de la Dordogne, non loin de Bergerac ; quelques individus étaient parfaitement sexués. Enfin, nous avons vu plus haut que cette planaire existait sous une variété spéciale (*var. viganensis*) en Languedoc.

En dehors de France, cette espèce a été encore signalée en Hollande (WEBER, 1907), en Angleterre (JOHNSON, 1822, 1825 ; JOHNSTON, 1865), en Irlande (JAMESON, 1897), en Ecosse (DALYELL, 1814), et en Russie, près de Moscou (ROSSINSKY, 1892). Elle manque, par contre, en Scandinavie (VON HOFSTEN, 1908, p. 9).

Cette revue que je crois à peu près complète, montre avec la plus grande évidence que cette planaire n'est pas une espèce arctico-alpine ; elle est très répandue dans toute la zone tem-

pérée de l'Europe moyenne, et fait, au contraire, défaut dans les régions très élevées ou boréales.

b. *Planaria alpina* Dana

(= *P. arethusa* Dalyell = *P. abscissa* Ijima = *P. montana* Chichkoff).

L'anatomie de cet animal est bien connue ; elle se reconnaît facilement au premier abord à ses deux petits tentacules céphaliques et à ses yeux, au nombre de deux, assez éloignés du bord antérieur de la tête, et rapprochés le long de la ligne médiane ; de plus, son appareil copulateur est tout à fait caractéristique ; il se distingue par sa forme globuleuse et la musculature exceptionnellement développée de la gaine du pénis ; il a été décrit en détail par KENNEL (1889), CHICHKOFF (1892), STOPPENBRINK (1905), MICOLETZKY (1907), BOEHMIG (1909).

Répartition géographique. — A l'encontre de l'espèce précédente, cette planaire est franchement *montagnarde* et *arctique* ; aussi l'hypothèse qui veut en faire un reliquat glaciaire est fort soutenable (cette hypothèse a été développée, à maintes reprises, en particulier par KENNEL (1889) ; VOIGT (1891, 1894 b, 1896, 1901 b, 1904, 1905, 1907), ZSCHOKKE (1908), etc.).

Comme l'indique son nom, elle est extrêmement répandue dans les Alpes (fig. 2). Elle a été trouvée, pour la première fois, par DANA en 1762, dans les Alpes-Maritimes, près de Garesio. Plus récemment, BORELLI (1893), note qu'elle est fort commune dans ces régions (Ormea, Boves, Limone, Valdieri, etc.). Dans les Alpes françaises, où elle est certainement fort répandue, sa présence a été rarement signalée : BLANCHARD et RICHARD (1897) signalent au lac de Gimont, près de Briançon, une Planaire qui, d'après ZSCHOKKE (1900, p. 82) serait *Pl. alpina*. M. le Professeur LÉGER a eu la grande amabilité de me communiquer les renseignements suivants, d'autant plus précieux que les documents relatifs à ces régions sont d'une extrême pénurie : « *Pl. alpina* — m'écrit-il — existe de façon constante et en grand nombre à peu près dans tous les ruisseaux de montagne du Dauphiné. Je l'ai trouvée à peu près partout jusqu'à la limite de l'eau liquide... *Pl. alpina* est très commune dans tous les ruisseaux de la chaîne de Belledune... ;

elle existe aussi dans quelques sources du Vercors ». Enfin, M. le Professeur LÉGER voulait bien m'envoyer quelques exem-



Fig. 2. — Répartition de *Planaria alpina*.

plaires de cette espèce qu'il avait récoltés au Lautaret (2.100 m.) et dans la Guisane (2.200 m.). M. DE LA VAULX a trouvé cette

espèce au Fayet-Saint-Gervais et à Chamonix (Haute-Savoie). Des recherches ultérieures établiront probablement que cette Planaire est très répandue dans toutes les Alpes françaises.

Elle existe aussi dans les lacs du Rutor (R. MONTI, 1906), dans le val d'Aoste et les vallées adjacentes (BORELLI, 1893, R. MONTI, 1900, 1904), les Alpes du Tessin (R. MONTI, 1904). Dans les Alpes suisses, elle est très commune et a été souvent signalée ; on trouvera la liste complète des stations dans la revision de STEINMANN (1911) ; elle remonte jusqu'à 2.850 mètres d'altitude près de Zermatt.

Elle n'a pas été signalée, à ma connaissance, dans les Alpes bavaoises ; cela n'indique point qu'elle n'y existe pas, mais seulement qu'elle n'y a pas été recherchée. MICOLETZKY la trouve dans les Alpes de Salzburg (1911), dans les Koralpen, les Kleinalpen, et jusque dans la vallée de la Mur (1907). Elle existe également dans les prolongements de la chaîne alpine, dans les Carpathes (HANKO, 1911), et enfin, dans la chaîne balkanique, au mont Vitocha, près de Sofia (CHICHKOFF, 1903).

Elle ne paraît pas rare non plus dans les Pyrénées, autant que nous puissions en juger par le travail de BORELLI (1905) ; cet auteur signale *Pl. alpina* à Gavarnie et au Canigou.

Mais cette espèce n'est pas cantonnée dans les grandes chaînes du système alpin. Elle existe aussi dans les moyennes montagnes de l'Europe centrale et occidentale. Elle a été signalée en Auvergne, dans le massif du Mont-Dore (BRUYANT, 1908). Dans le Jura, sa répartition est bien connue grâce aux travaux des zoologistes suisses (voir la revision de STEINMANN, 1911) et aux recherches de l'auteur. *Pl. alpina* est très répandue sur toute la longueur de la chaîne, mais seulement dans la région désignée par les géologues sous le nom de « Haute-Chaine » qui commence vers 700-800 mètres d'altitude. Elle ne se rencontre qu'exceptionnellement dans les zones inférieures (zones des plateaux et du vignoble). Dans les hautes vallées jurassiennes, *Pl. alpina* est extrêmement commune dans tous les ruisseaux, et remonte jusqu'aux plus hautes altitudes [à 1.600 mètres, dans la mare du col du Crozet, d'après VIRIEUX (1912)]. Il résulte de ce qui a été dit plus haut que dans la zone comprise entre 700 et 1.000 mètres d'altitude, on trouve

mélangées *Pl. alpina* et *Pol. cornuta*; vers le haut de cette zone *Pl. alpina* devient très commune, tandis que vers le bas, c'est *Pol. cornuta* qui prédomine.

Elle existe aussi dans les Vosges (BRESSLAU, 1910; BURR, 1912; MERCIER, 1912). Enfin, elle ne paraît pas rare dans les moyennes montagnes de l'Europe centrale : Forêt Noire (ZSCHOKKE, 1902; LAMPERT, 1904; STEINMANN, 1906; SCHUCKMANN, 1910), Haardt (VOIGT, 1896), Taunus (VOIGT, 1892 *b*, 1894 *b*, 1896), Hundsrück (VOIGT, 1894 *b*, 1896, 1901 *b*, 1905), Eifel (VOIGT, 1896, 1907), Siebengebirge (VOIGT, 1891, 1892 *b*, 1894 *b*, 1896), Hautes-Fagnes (VOIGT, 1905; FRÉDÉRICQ, 1905), Sauerland (VOIGT, 1896; THIENEMANN, 1912), Harz (COLLIN, 1891), Braunschweig (BRANDES, 1900), Hoher Hagen (VOIGT, 1896), Meissner (VOIGT, 1896), Vogelsgebirge (VOIGT, 1896), Rhön (LEYDIG, 1881; VOIGT, 1896), en Wurtemberg (HESSE, 1897; LAMPERT, 1904; ENSLIN, 1907), Thüringerwald (MEISSNER *in* COLLIN, 1891; IJIMA, 1887; VOIGT, 1896), Riesengebirge (ZACHARIAS, 1886); enfin, elle paraît très commune en Bohême (VEJDOVSKY, 1895).

Cette espèce se rencontre parfois, quoique rarement en quelques points isolés de la plaine, loin des centres montagneux; c'est ainsi qu'elle a été signalée au plateau de Mâlzéville, près Nancy (MERCIER, 1909; GUÉNOT et MERCIER, 1914), en un point de la Côte-d'Or (PARIS, 1918), au plateau de Langres (observations personnelles) ⁽¹⁾, à Resson, près de Nogent-sur-Seine, dans l'Aube (DE BEAUCHAMP, 1918), dans la forêt de Marly, près de Paris (VANDEL, 1919 *c*); cette dernière station est la plus occidentale que je connaisse. En Allemagne, on la connaît également dans des stations fort peu élevées : Erlangen (LAMPERT, 1904), Würzburg (KENNEL, 1889; LAMPERT, 1904), Marburg (WILHELM, 1904).

Mais ce ne sont là que des stations isolées et très limitées. Avec les Alpes, sa vraie patrie semble être le continent scandinave; elle y est très commune, et particulièrement dans les montagnes du Nord de la Suède, dans le Torne Lappmark

(1) J'ai rencontré *Pl. alpina* au plateau de Langres, mais dans une région très limitée (dans la région septentrionale et liasique, aux environs de Poiseul). Partout ailleurs, les sources, pourtant abondantes sur le plateau, ne renferment que *Pol. cornuta*.

(THIENEMANN, 1906 ; VON HOFSTEN, 1908, 1917); elle se trouve aussi en Laponie, en Finlande (LUTHER, 1908), et dans les îles de la Baltique : Möen (BRINKMANN, 1907), Rügen (THIENEMANN, 1906), Bornholm (VON HOFSTEN, 1920), et enfin en Ecosse (DALYELL, 1814).

Planaria alpina est donc franchement une espèce artico-alpine. Il est fort intéressant de constater que sur la limite méridionale de son aire de répartition, cette espèce donne naissance à une série de *variétés polypharyngiennes* que je ne peux que rapidement signaler ici; ce sont *Pl. montenegrina* MRAZEK, du Monténégro et de Bulgarie (CHICHKOFF), *Pl. anophthalmia* MRAZEK, du Monténégro également, et *Pl. teratophila* STEINMANN, des environs de Naples.

c. *Planaria subtentaculata* Draparnaud.

J'ai exposé, dans un autre travail (VANDEL, 1921 d) l'état de nos connaissances sur cette espèce; j'en ai donné la description et j'ai rassemblé les renseignements que nous possédons sur sa distribution géographique. Je rappellerai seulement les faits suivants : *Pl. subtentaculata* est une espèce méditerranéenne; elle n'est connue jusqu'ici de façon certaine qu'en deux stations : Montpellier, en Languedoc, et Rapallo en Ligurie; cette espèce est normalement asexuée et son appareil génital est encore inconnu.

d. *Planaria vitta* Dugès.

J'ai étudié dans deux travaux précédents (VANDEL, 1920 c et 1921 d) la biologie et l'anatomie de cette planaire; j'en résume ici les principales conclusions : *Pl. vitta* a été trouvée en de nombreux points d'Europe, mais l'on a probablement confondu sous ce nom deux espèces distinctes : l'une habite l'Europe occidentale; c'est la forme que j'ai pu étudier et dont j'ai décrit l'appareil génital; l'autre qui semble spéciale à la Bohême, paraît se rapprocher, autant qu'on en puisse juger par les indications sommaires de VEJDŮVSKY, du genre *Dendrocaelum*. D'après mes observations, la forme de l'Europe occidentale semble habiter normalement les nappes phréatiques et n'appa-

rait dans les sources qu'au moment des grandes eaux; les individus sexués n'ont été jusqu'ici rencontrés qu'à Montpellier.

2. Méthodes de culture.

a) Mes cultures de Planaires étaient installées dans une pièce située dans les caves du laboratoire; la température assez constante et la lumière diffuse qui y régnaient étaient tout à fait propices à l'élevage de ces animaux.

L'eau des bacs de culture était oxygénée par un jet d'air comprimé.

Les changements de température ont été obtenus à l'aide, soit d'une glacière, soit d'un thermostat.

b) *Nourriture*. — Toutes mes Planaires, sauf *Pl. vitta*, ont été nourries avec des *Gammarus* qui constituent leur alimentation naturelle. *Pl. vitta* refuse les Crustacés; elle accepte, par contre, fort bien des petits Oligochètes, les *Tubificidés* en particulier. La pâture était distribuée régulièrement une fois par semaine.

c) *Température*. — J'ai étudié avec soin, sur *Pol. cornuta*, l'action de la température sur les conditions de vie. Les animaux peuvent supporter le gel, pendant douze heures tout au moins, sans mourir. KORSCHOLT (1914) avait déjà fait des constatations analogues. Entre 0 et 3-4°, les processus métaboliques sont à peu près arrêtés; la régénération est nulle à cette température (LILLIE et KNOWLTON (1897), ont donné pour *Pl. torva*, des chiffres analogues). Entre 7 et 16-17°, tous les processus vitaux entrent en jeu régulièrement; ce sont les limites normales des conditions de vie de cette espèce. L'intervalle de 17 à 20° constitue une zone sensible dans laquelle les animaux réagissent diversement suivant leur constitution: les uns deviennent malades, les autres continuent à vivre normalement. A partir de 20° les animaux se décomposent et meurent rapidement; cependant par des gradations successives on peut les amener à supporter des températures de 20-25°⁽¹⁾. Mais,

(¹) Sur l'adaptation des Planaires aux hautes températures, voir le travail de E. BEHRE (1918).

comme nous le verrons plus loin (p. 466), il se produit à cette température, une dégénérescence extrêmement rapide de certains organes, des gonades, en particulier. Je n'ai jamais pu conserver des animaux au-dessus de 25-26°.

Ces chiffres ne valent que pour *Pol. carnuta*. Ils sont différents pour chaque espèce. Pour *Pl. alpina* ils sont légèrement inférieurs ; *Pl. gonocephala* peut supporter une température de 34° (STEINMANN, 1906) ; *Pl. subtentaculata*, espèce méditerranéenne, ainsi que les Planaires d'eau stagnante vivent parfaitement à une température de 25°.

3. Sections.

Les méthodes employées par le biologiste pour résoudre les problèmes qui se présentent à lui, doivent varier suivant le groupe d'animaux auquel il s'adresse, et s'adapter à chaque cas particulier. Les Planaires possèdent une puissance de régénération extrêmement étendue ; elles peuvent — comme le dit un ancien auteur (DALYELL, 1814, p. 32) — « almost be called immortal under the edge of the knife ». Aussi ai-je utilisé très fréquemment les phénomènes de régénération pour attaquer les problèmes les plus divers, les méthodes employées pour d'autres groupes d'animaux ne pouvant généralement pas s'appliquer aux Planaires.

Je me suis servi, pour pratiquer des sections de morceaux de lames de rasoir Gillette ; on peut facilement les diviser en très petits fragments et les monter en bistouris d'une grande finesse.

4. Technique.

L'étude de la forme des Planaires doit toujours être faite sur le vivant.

Fixés, les animaux ont été, soit montés *in toto*, soit débités en coupes sériées.

Pour préparer les animaux *in toto*, j'ai employé la méthode suivante : on inonde brusquement l'animal d'une solution d'acide azotique à 1/10 : on l'y laisse pendant quelques minutes,

on le fait passer par la série des alcools, et enfin on le monte directement dans le baume sans coloration. Cette méthode expérimentative convient très bien pour l'étude des phénomènes de scissiparité; elle permet de se rendre compte du niveau de scission, d'apercevoir le pharynx, la bouche, de distinguer les parties anciennes et les régions nouvellement régénérées, etc. J'ai aussi fait quelques colorations *in toto* à l'hématoxyline au fer, suivant le procédé indiqué par DE BEAUCHAMP (1920, p. 190).

Mais toutes les recherches précises réclament l'emploi de coupes sériées. J'ai employé les méthodes ordinaires; aucun fixateur n'est absolument parfait; le mieux est de les varier et de comparer les résultats; je me suis servi du Flemming, du Bouin, du liquide de Chichkoff (1892), de celui de de Beauchamp (1920), etc. Comme colorants, j'ai utilisé de préférence l'hématoxyline au fer associée à l'éosine.

CHAPITRE II

LA REPRODUCTION ASEXUÉE

SOMMAIRE.— 1. Historique de nos connaissances sur la reproduction asexuée des Triclades. — 2. Liste des Planaires présentant un mode de reproduction asexué. — 3. Description du processus de scission. — 4. Fragmentations anormales et pathologiques. — 5. Niveau du plan de scission. — 6. Taille des individus se divisant. — 7. Intervalles d'une scission à l'autre. — 8. La nature du processus de scission chez les Planaires paludicoles. Autotomie ou formation de zoïdes. — 9. Action des facteurs externes sur la scission. 10. Le mécanisme de la scission. Expériences de décapitation. — 11. Origine de la reproduction asexuée. 12. Comparaison avec d'autres modes de reproduction asexuée.

1. Historique de nos connaissances sur la reproduction asexuée des Triclades.

C'est un naturaliste français, DRAPARNAUD qui, le premier, je crois, a signalé un mode de reproduction scissipare chez une Planaire. Dans son remarquable *Tableau des Mollusques terrestres et fluviatiles de la France*, paru en l'an IX (1801), il donne la description d'une nouvelle espèce de Planaire, *Planaria subtentaculata* (pour lui, en effet, les « Planaires forment la nuance intermédiaire entre les Vers proprement dits et les Mollusques ») et décrit ainsi la manière dont elle se reproduit : « Cette Planaire est ovipare au printemps, et gemmipare en été. Au mois de thermidor, l'animal se divise spontanément en deux parties : la ligne de section est en dessus de l'orifice abdominal. Dans l'espace de dix jours, la portion antérieure a recouvré sa queue, et dans quinze jours, la partie postérieure, ou la queue, a acquis une tête, des yeux, un corps, un estomac. J'ai coupé l'animal par plusieurs sections transversales, et chaque partie a bientôt formé un nouvel

individu. L'on sent que lorsque je le coupais en deux parties, au-dessus de la base du sac intestinal, la portion postérieure en repoussant une tête avait l'estomac dans le cou. Mais bientôt cet ancien estomac disparaissait et il s'en formait un nouveau à la place ordinaire, vers le milieu du corps. J'ai divisé aussi cette Planaire en deux parties par une section longitudinale, et dans l'espace de vingt jours, chaque moitié a acquis une moitié semblable et correspondante. BONNET, en parlant de l'âme des animaux, dit que lorsqu'on divise un polype, c'est dans la tête que réside l'âme après la section. L'on pourrait demander aux Psychologistes dans quelle des deux moitiés de notre Planaire, divisée longitudinalement se trouve l'âme après la section ».

Quelques années plus tard, en 1814, un zoologiste écossais, JOHN GRAHAM DALYELL, livrait au public un travail où se trouvaient exposées de remarquables observations ayant trait à l'anatomie et à la biologie des Planaires ; ses études et ses expériences sont tout à fait remarquables pour l'époque, tant par l'exactitude rigoureuse des détails que par l'originalité des idées ; il est, en particulier, le premier qui ait obtenu par voie expérimentale, des planaires doubles, à deux têtes ou à deux queues ⁽¹⁾. Il a signalé aussi la reproduction scissipare de plusieurs espèces. Il décrit chez sa *Planaria felina* qui est notre *Polycelis cornuta* (voir p. 352), le processus de scission avec beaucoup de détails et une grande exactitude. Il remarque très justement que les fragments sont de tailles très variables : « There seems no exact rule or limitation in respect to the quantity separating. Sometimes it is a minute fragment ; sometimes a much as leaves the proboscis exposed, or towards a third of the body » (p. 51) ; la scission se fait sans aucune préparation préalable : « It can as little be ascertained that there is any previous preparation for division. No indications are betrayed ; and in so far as I have witnessed, it takes place just as an ordinary incident in the animal's existence » (p. 52). Enfin, il est, de tous les auteurs qui ont étudié la question, celui qui a observé avec le plus d'exactitude le phénomène de scission : « When inspecting one of these animals on a summer evening, I saw the head separate from the body, without any apparent

(1) BONNET, en 1745, avait déjà obtenu, en expérimentant sur des *Lumbriculus*, des formes doubles à deux têtes ou à deux queues.

struggle, and crawl away. And at another time, when exhibiting to a friend the remarkable mode in which the creature feeds, a portion of the tail was detached, while in the act of simple extension » (p. 53). Il décrit encore avec précision les phénomènes de régénération et note l'action de la température sur la rapidité de ces processus. Il n'a pas observé la reproduction sexuée chez cette espèce. Dans le même travail (p. 85), DALYELL donne la description d'une *Planaria arethusa*, qui est probablement identique à la *Planaria alpina* de DANA. Il n'a pas vu les individus sexués de cette espèce, mais a observé la reproduction scissipare. Comme à l'ordinaire, ses observations sont tout à fait exactes ; il remarque que, chez cette espèce, le fragment postérieur est toujours beaucoup plus petit que la souche, et que le processus de scission est beaucoup moins fréquent que chez *Planaria felina*.

Un peu plus tard (1822), un naturaliste anglais, J. R. JOHNSON, ignorant les travaux de son prédécesseur, décrivait à nouveau sous le nom de *Planaria cornuta*, la *Pl. felina* de DALYELL. Dans un autre travail, paru trois ans après (1825, p. 248), il reconnaît d'ailleurs l'identité des deux formes. Il donne la description et même des figures de la scission de *P. cornuta*, mais ses observations sont moins exactes que celles du zoologiste d'Edinburgh. Il assigne (p. 443) une durée de trois jours au processus de scission, alors que nous verrons que la division est un phénomène extrêmement rapide, s'effectuant en quelques secondes. Il signale aussi le phénomène de scission chez une *Pl. torva* qui est peut-être *Pl. alpina* (voir VOIGT, 1904, p. 130). Il n'a pas observé la reproduction sexuée chez ces deux espèces (1825, p. 251).

DUGÈS, professeur à la Faculté de Médecine de Montpellier, l'un des naturalistes qui ont apporté une des contributions les plus importantes à l'histoire des Planaires, décrit en ces termes la division de *Pl. subtentaculata* (1828, p. 169) : « Je l'ai vu aussi (ce mode de reproduction asexué) plusieurs fois, ainsi que DRAPARNAUD, avoir lieu chez la Planaire subtentaculée. Ce naturaliste n'en avait été témoin qu'en automne, et c'est au devant du pore alimentaire qu'il a vu la séparation s'exécuter. Le printemps et l'automne m'en ont offert indifféremment des exemples ; mais c'est toujours derrière le pore alimentaire que

se décidait le partage; et le suçoir restait à la moitié antérieure, tandis qu'à la postérieure s'en reformait un autre en peu de jours. Il est à remarquer que, chez cette Planaire, je n'ai jamais pu observer aucune apparence des organes génitaux ni de leur orifice extérieur ». Dans son second mémoire (1830), il décrit *Pl. citta* et désigne sous le nom de *Pl. viganensis*, une variété spéciale de *Pol. cornuta* (voir VANDEL, 1921 d); mais chez ces deux espèces, il n'a observé que les individus sexués.

Après cette série de remarquables travaux qui avaient établi d'une façon indéniable l'existence d'une reproduction asexuée chez trois espèces de Planaires, cette question entre, pour une cinquantaine d'années, dans une période d'oubli et de silence. La division spontanée des Planaires est même considérée par certains auteurs comme un mythe sans fondements : [F. F. SCHULZE (1836, p. 30), VON GRAFF (1882, p. 125)]. O. SCHMIDT redécrit, pour la quatrième fois, en 1860, *Poycelis cornuta* et lui redonne, sans le savoir, le même nom que JOHNSON; mais il n'a observé que des individus sexués et ne dit rien sur la reproduction scissipare de cette espèce.

Il faut arriver au travail de ZACHARIAS (1886) pour trouver à nouveau quelques données sur la multiplication asexuée des Planaires. Il signale rapidement ce mode de reproduction chez *Pol. cornuta*, et décrit un mode de scission très particulier chez sa *Pl. subtentaculata* d'Hirschberg, en Silésie. J'ai déjà indiqué (VANDEL, 1921 d) et j'y reviendrai plus loin, que cette espèce est très douteuse et n'est probablement que le fruit d'observations mal faites.

Quelques années plus tard, paraissent les importants travaux de VOIGT (1892 a, 1894 a, 1896, 1900) qui, tout en s'attachant principalement à la distribution des Planaires montagnardes, renferment un grand nombre d'indications sur la reproduction de ces animaux. VOIGT (voir, en particulier son travail de 1900) signale la reproduction asexuée de *Pol. cornuta*, la régénération des fragments, l'influence de la température et des saisons sur ce processus, etc. Je cite, au sujet de la description du processus de scission, les termes mêmes de l'auteur (1900, p. 1) : « Die Abschnürung geschieht in der Weise, dass hinter der Mundöffnung rings um den ganzen Körper, eine Furchung auftritt, die immer tiefer einschneidet, bis der

Zusammenhang zwischen den beiden Stücken des Körpers, dem Kopfteil und dem Schwanzteil, so lose wird, dass der letztere bei der geringsten Bewegung des Tieres abfällt und für sich weiter kriecht ». Cette description reproduite dans l'ouvrage classique de KORSCHULT et HEIDER (1910, p. 583) est, comme nous le verrons, tout à fait inexacte. — VOIGT n'a pas vu la reproduction asexuée de *Pl. alpina*, ou du moins les processus de scission qu'il décrit (1894, p. 774) sont des phénomènes pathologiques qui n'ont rien à voir avec la division normale.

VOLZ (1900, p. 69) donne aussi une description assez fautive de la scission chez *Pol. cornuta* : « Es entsteht hinter der Mundöffnung mitten durch den Körper hindurch ein Loch; nun erst lösen sich nach und nach auch die Seitenränder ab ».

Plusieurs faunisticiens signalent la reproduction asexuée de *Pl. alpina*, mais sans apporter de documents précis sur le mécanisme du processus; tels sont BORELLI (1893), ZSCHOKKE (1900), WILHELMI (1904), THIENEMANN (1906). Enfin STEINMANN (1906, 1907, 1916) considère que la scission de *Pl. alpina* est un phénomène pathologique déterminé par de mauvaises conditions de milieu : « Der Vorgang — dit-il (1916, p. 3251) — selbst wird eingeleitet durch eine leichte Einschnürung eines Körperendes. Die Teilung beginnt also seitlich. Wie VOIGT, sah auch ich häufig die zerschnürten Stücke zu Grunde gehen », et il donne des figures représentant ces processus; nous verrons plus loin que le zoologiste suisse a pris des phénomènes pathologiques pour les processus normaux de division.

STEINMANN (1908, p. 559) signale aussi rapidement la reproduction asexuée de *Pl. teratophila*, forme polypharyngienne, apparentée à *Pl. alpina*.

La reproduction asexuée de *Pl. vitta* a été signalée par VEJDOVSKY (1895) ⁽¹⁾, ENSLIN (1906), SEKERA (1909) ⁽¹⁾, BORNHAUSER (1912), STEINMANN (1916).

La scission de *Pl. subtentaculata* a fait l'objet, depuis les travaux des anciens auteurs d'une note de BORELLI (1893), et récemment d'une belle étude de L. LOBETTI-BODONI (1918).

Conclusions. — De ce rapide exposé historique, il ressort que les phénomènes de scission chez les Planaires étaient encore

(1) Il s'agit, dans ce cas, de l'espèce bohémienne.

très mal connus, et avaient donné lieu à des descriptions en général inexactes, comme celles de VOÏGT, de VOLZ, de STEINMANN, etc. Il était donc fort utile de préciser le mécanisme de la division. Quant au déterminisme de la scission, aucun auteur, à part CHILD, n'avait abordé sérieusement la question; il y avait, là aussi, un beau champ d'investigations à explorer.

2. Liste des Planaires présentant un mode de reproduction asexué.

HALLEZ (1892) a donné une classification, devenue classique, des Planaires triclades: il les divise en *Maricoles*, habitant les eaux salées ou saumâtres, *Terricoles* ou Planaires terrestres, et *Paludicoles* ⁽¹⁾, peuplant les eaux douces. Aucune espèce du premier groupe ne présente de reproduction asexuée (WILHELM, 1909, p. 55). Bon nombre de *Terricoles* se multiplient par fragmentation; mais n'ayant pas eu l'occasion d'étudier par moi-même ces animaux, je n'ai pas fait le dénombrement exact des espèces susceptibles de se reproduire par division. Pour les *Paludicoles*, au contraire, dont je me suis spécialement occupé, je donne, ci-dessous, la liste à peu près complète, je crois, des Planaires qui peuvent se multiplier asexuellement.

On remarquera, qu'en dehors de *Polycelis cornuta* toutes les espèces scissipares appartiennent au genre *Planaria* (genre immense qui constitue plutôt une famille qu'une division générique, et demanderait à être subdivisé). La reproduction asexuée semble faire défaut chez les espèces des genres *Dendrocoelum*, *Bdellocephala* et du grand genre asiatique *Sorocelis* ⁽²⁾.

(1) Je conserve ici quoiqu'il ne soit pas des mieux choisis le terme de *Paludicoles* qui est tout à fait classique et universellement répandu; les Planaires d'eau douce ne sont pas toutes, en effet, des espèces de marais, comme semble l'indiquer le nom de *Paludicoles*; beaucoup habitent les ruisseaux; et c'est justement le cas pour les Planaires que j'étudie dans ce travail.

(2) KOROTNEFF (1912) signale que plusieurs *Sorocelis* récoltés au Baïkal sont dépourvus d'organes génitaux (*S. aculeata*, *nigrescens*, *retiformis*, *reticulosa*, *subfulva*, *gracilis*, *lobata*, *lactea*, *bilineata*, *versicolor*, *fulvescens*, etc.). De même tous les *Sorocelis* rapportés du Thibet par le CAP. STEWART (MEIXNER et MUTH, 1911) étaient asexués. Mais, très probablement, il s'agit là simplement d'individus jeunes immatures.

a. *Planaires européennes.*

J'ai été conduit à admettre qu'en Europe quatre espèces seulement se reproduisent par division. Ce sont *Polycelis cornuta*, *Planaria alpina* ⁽¹⁾, *Pl. villa* ⁽²⁾, et *Pl. subtentaculata*.

b. *Planaires asiatiques.*

La faune turbellarienne la plus riche de l'Asie (et probablement du monde entier⁽³⁾), se trouve dans le Baïkal. Mais, autant qu'on en puisse juger par les travaux de SABUSSOW (écrits complètement en russe et par suite inaccessibles à la grande majorité des zoologistes) et la monographie un peu sommaire de KOROTNEFF (1912), aucune espèce ne semble se reproduire par division. KOROTNEFF décrit plusieurs espèces de *Planaria* dépourvues d'organes génitaux. S'agit-il là d'animaux jeunes, immatures ou d'individus à multiplication scissipare ? Nous n'en savons rien.

La faune turbellarienne asiatique la mieux connue est ensuite celle du Japon qui a fait l'objet d'une monographie récente d'IJIMA et KABURAKI (1916). Ces auteurs ne signalent aucune forme se reproduisant par scission ; il est cependant probable que *Planaria pellucida* qui se trouve dans les ruisseaux de Sakhalin, et qui est toujours asexuée, se multiplie par division.

Le seul auteur qui ait décrit des Planaires asiatiques scissipares est WHITEHOUSE ; cet auteur a d'ailleurs tendance à admettre que toutes les planaires dépourvues d'organes génitaux se reproduisent par division, ce qui est évidemment exagéré ; dans bien des cas, il s'agit probablement d'animaux jeunes ou à l'état de repos sexuel. WHITEHOUSE (1913 b) décrit trois Planaires, *Pl. tiberiensis*, *Pl. salina*, *Pl. barroisi*, récoltées par

(1) A laquelle il faut adjoindre les formes polypharyngiennes : *Pl. teratophila* (STEINMANN, 1908, p. 559) et *Pl. montenegrina* (MRAZEK, 1903, p. 39-40).

(2) Au cas où l'on établirait, de façon définitive, que *Pl. villa* renferme en réalité deux espèces, l'une habitant l'Europe occidentale, l'autre la Bohême, le nombre des Planaires scissipares européennes monterait à cinq.

(3) D'après les travaux de GERSTFELD, de GRUBE, de SABUSSOW, de KOROTNEFF, le Baïkal renferme près d'une centaine d'espèces de Triclares, réparties en dix genres, et de même que pour les innombrables Gammarides qui peuplent ce lac, bien des formes sont encore probablement inconnues.

ANNANDALE, soit dans le lac de Tibériade (Palestine), soit dans les sources plus ou moins salées qui l'environnent. Tous ces animaux étaient asexués, et l'auteur pense qu'ils se reproduisent par scission. WHITEHOUSE (1913 a) décrit également une *Pl. aborensis*, provenant des ruisseaux de l'Abor (Himalaya oriental); cette Planaire ressemble beaucoup à *Pl. subtentaculata* d'Europe; quelques individus présentent des ovaires, mais pas de testicules; il y a peut-être alternance de générations sexuées et asexuées.

c. Planaires africaines.

L'Afrique semble être peu riche en Planaires. STUHLMANN, dans son voyage en Afrique Centrale avait déjà noté cette pauvreté spécialement en Dendrocœles. Il est assez suggestif, à cet égard, de rapprocher le Tanganyika qui renferme, cependant, une faune si riche et si variée (près de 400 espèces, d'après CUNNINGTON, 1920), mais qui possède une seule Planaire (*Pl. tanganyicae*, Laidlaw, 1906), du Baïkal aux eaux froides et pures qui en contient plus d'une centaine. Quoi qu'il en soit, la reproduction asexuée n'a été signalée jusqu'ici chez aucune espèce africaine. Il est cependant probable qu'elle doit exister, car la plupart des Planaires récoltées en Afrique sont asexuées : *Pl. venusta* (BÖHMIG, 1898), du bassin de l'Ituri, est complètement asexuée; sur 43 individus de *Pl. neumanni*, de l'Afrique Orientale, étudiés par NEPPI (1905), 4 individus seulement étaient sexués; enfin les *Pl. gonocephala* du Kenya (DE BEAUCHAMP, 1913) sont en majorité asexuées.

d. Planaires de l'Amérique du Nord.

Les Planaires de l'Amérique du Nord sont, avec les espèces européennes les seules qui aient été étudiées au point de vue biologique. Plusieurs se reproduisent par scission.

Planaria maculata Leidy, forme d'étangs et d'eaux stagnantes, est très répandue aux États-Unis. WOODWORTH (1896, 1897) admet, sans l'avoir observé directement, que cette espèce peut se multiplier par division transversale. Mais c'est au beau travail de CURTIS (1902) que nous devons une connaissance exacte des

phénomènes de reproduction chez cette espèce. *Pl. maculata* présente, suivant les localités des races dont les unes sont exclusivement sexuées, d'autres constamment asexuées, tandis que certaines présentent dans le cours de l'année, une alternance de générations sexuées et asexuées. CURTIS admet cependant que toutes ces races appartiennent à la même espèce. L. H. HYMAN (1920), pense, au contraire, que sous le nom de *Pl. maculata*, on a confondu plusieurs espèces distinctes ; en particulier, une forme « *striped* », exclusivement asexuée, et que l'on rencontre aux environs de Chicago, serait différente de la vraie *Pl. maculata*.

Pl. agilis Stringer, présente d'après STRINGER (1909, 1918), un cycle de reproduction très comparable à celui de *Pl. maculata*. Il en est de même pour *Pl. morgani* Stevens et Boring (= *Pl. truncata* LEIDY).

Pl. dorotocephala Woodworth, espèce de sources et de ruisseaux, se reproduit exclusivement par division. Elle est presque toujours asexuée ; seul CHILD (1915, p. 125) a pu obtenir, au laboratoire, quelques individus sexués.

Pl. velata Stringer qui se trouve dans les étangs et mares temporaires, se fragmente en plusieurs morceaux (STRINGER, 1909 ; CHILD, 1913 *b*, 1914 *a*) qui, après enkystement (et rajeunissement, d'après CHILD) sont capables de donner naissance à de petites Planaires. Cette espèce est toujours asexuée ; CHILD (1915, p. 131) a vu seulement quelques individus avec des ovaires et des testicules, mais pas d'appareil copulateur.

Pl. unionicola Woodworth, espèce encore mal connue qui vit dans les *Unio alatus* de l'Illinois, se reproduirait aussi par voie asexuée (WOODWORTH, 1898).

Enfin STRINGER (1918, p. 356) signale que chez *Pl. gonoccephala* Dugès(?), il y a une « reproduction asexually common ». Il s'agit là, bien certainement, d'une Planaire différente de l'espèce européenne, car notre *Pl. gonoccephala* ne se reproduit pas par voie asexuée.

e. Planaires de l'Amérique Centrale.

Pl. fissipara, trouvée par KENNEL (1883, 1889) dans un petit étang de l'île de la Trinidad, a un mode de reproduction remar-

quable : la régénération du second zoïde débute avant la séparation des deux individus ; ce mode rappelle tout à fait celui que l'on rencontre chez les Rhabdocœles.

f. *Planaires de l'Amérique du Sud.*

Pl. andina Borelli, de la République Argentine (BORELLI, 1895, 1897) est normalement sexuée ; cependant, il est possible que les jeunes individus se reproduisent par division.

Pl. laurentiana Borelli, trouvée également dans des ruisseaux de la République Argentine (BORELLI, 1895) ne présente pas d'organes génitaux ; elle doit se multiplier par scission.

Pl. similis Böhmig, récoltée au Chili, dans un ruisseau près de Valparaiso (BÖHMIG, 1902) est asexuée et se reproduit vraisemblablement par division.

Pl. paramensis Fuhrmann, des Cordilières colombiennes (FUHRMANN, 1914) présente, comme *Pl. fissipara*, un mode de reproduction analogue à celui des Rhabdocœles, avec régénération des organes précédant la séparation des deux individus.

Pl. camelix Fuhrmann, trouvée dans les mêmes régions, se reproduit aussi par division transversale.

g. *Planaires australiennes.*

Nos connaissances sur les Planaires d'Australie sont encore très rudimentaires. Le seul travail qui, à ma connaissance, ait été consacré aux Triclades de ces régions est celui de A. WEISS (1910). Ces Planaires semblent d'ailleurs constituer un groupe à part, assez spécial, caractérisé par l'existence sur le bord antérieur de la tête, de nombreuses fossettes sensibles. Quoiqu'il en soit, l'auteur décrit une *Pl. graffi* qui semble présenter (p. 586), comme *Pl. maculata*, une alternance de générations sexuées et asexuées. Mais une étude sur place serait nécessaire pour établir la chose de façon indiscutable.

Conclusions.

Les Planaires se reproduisant par scission sont donc assez nombreuses; elles comprennent au moins une vingtaine d'espèces, et il est probable qu'il y aura lieu d'y ajouter beaucoup de formes encore plus ou moins mal décrites, qui sont dépourvues d'organes génitaux et doivent se multiplier, à certains moments tout au moins, par division transversale.

3. Description du processus de scission.

La scission est un phénomène extrêmement rapide, et il est par suite difficile d'y assister; c'est ce qui explique qu'il en ait été donné si souvent des descriptions inexactes. Moi même qui ai enregistré dans mes cultures ou mes expériences des centaines de scissions, je n'ai pu observer que dans un petit nombre de cas, le processus de scission lui-même. Cependant, j'ai pu suivre, plusieurs fois, le phénomène dans son ensemble, ce qui me permet d'en donner une description détaillée. Le processus est beaucoup plus facile à suivre chez les individus que l'on a décapités, cette opération déclanchant, comme nous le verrons plus loin, les réactions de scission.

Voici comment se produit la division chez *Pol. cornuta*, espèce à laquelle se rapportent la plupart de mes observations. Certains animaux, d'abord rétractés à l'état de repos, commencent à se mouvoir; mais la partie antérieure, seule, se déplace; la partie postérieure reste très fortement attachée au substratum⁽¹⁾. La région antérieure s'allonge autant qu'il lui est possible et finit par se fixer, elle aussi, au substratum. Les deux parties, antérieure et postérieure, se contractent alors fortement ce qui a pour résultat d'étirer de façon démesurée la région médiane (fig. 3 a); c'est à cette position que je donnerai désormais le nom de « *position de scission* »; elle caractérise essentiellement ce processus. La contraction étant alors arrivée à son

(1) Le rôle des glandes doit être fort important dans ce processus; on constate, en effet, qu'après la scission, le fragment postérieur est entouré d'un mucus blanchâtre, reste des sécrétions glandulaires.

maximum, une déchirure se produit brusquement dans la partie médiane distendue (fig. 3 *b*), et les deux morceaux se

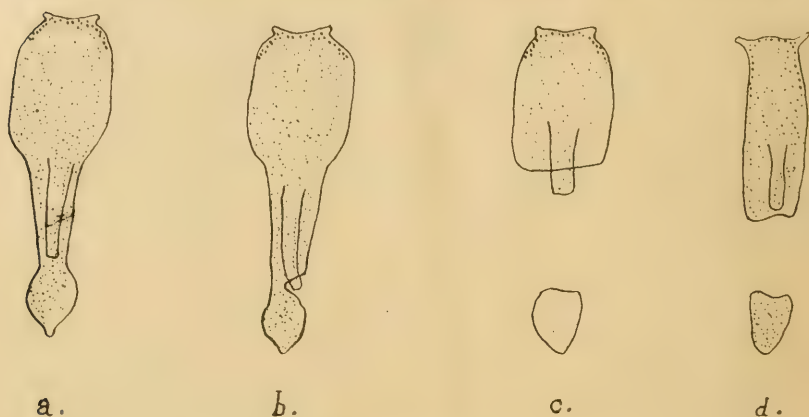


Fig. 3. — La scission chez *Polycelis cornuta*.

séparent (fig. 3 *c*). Aussitôt après, ils reprennent l'aspect normal (fig. 3 *d*). La partie postérieure reste immobile, tandis que le morceau antérieur se met à ramper normalement. Le pharynx qui fait quelquefois saillie, au moment de la scission, se contracte ensuite et rentre dans la portion de la poche pharyngienne contenue dans la région antérieure.

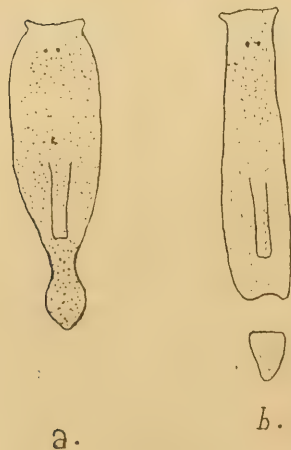


Fig. 4. — La scission chez *Planaria alpina*.

Ce processus est extrêmement rapide. Il ne dure, en général, que quelques secondes. En tous cas, la position de scission ne persiste jamais plus d'une minute. Si la scission ne réussit pas (ce qui arrive assez souvent, chez les animaux décapités, tout au moins), l'animal se détend, reprend son aspect normal et se met à ramper comme si rien n'avait eu lieu.

Ce phénomène de scission que j'ai pu suivre de façon complète chez plusieurs individus, et dont la description précédente

donne, je crois, une représentation exacte, a été, en général, mal observé. Seul DALYELL, dont j'ai cité le texte plus haut, semble avoir assisté réellement à des divisions; les autres auteurs, VOIGT et VOLZ en particulier (voir les citations, pp. 368-369), n'ayant pu observer ces manifestations si fugitives, ont donné de la division des interprétations tout à fait inexactes.

J'ai pu observer aussi le phénomène de scission chez *Pl. alpina*; il se produit exactement de la même façon que chez *Pol. cornuta* (fig. 4); il est également extrêmement rapide. VOIGT (1894 a, p. 774) et STEINMANN (1907, p. 47; 1916, p. 3251) qui ont décrit des phénomènes de division chez cette espèce, ont pris pour le processus de scission des manifestations pathologiques dont nous nous occuperons plus loin.

Les observations de L. LOBETTI-BODONI (1918) et les miennes propres établissent que chez *Pl. subtentaculata* la division se produit d'une façon tout à fait analogue; la position de scission persiste cependant beaucoup plus longtemps que chez *Pol. cornuta*.

Mes observations sur *Pl. vitta* sont peu nombreuses et je n'ai pu assister à l'ensemble du phénomène; j'ai cependant constaté des positions de scission tout à fait typiques et semblables à celles de *Pol. cornuta*.

CHILD (1910, p. 163) a bien observé et figuré le processus de scission chez *Pl. dorotocephala*. Il le décrit en ces termes : « In animals which are apparently advancing in the usual manner the posterior region suddenly attaches itself by its tail and lateral margins to the substratum while the anterior region continues to advance, often using its lateral margins and its head in the manner characteristic of these species to draw itself forward. In consequence of these reactions the posterior portion of the first zooid becomes much elongated and the region just anterior to the second zooid most of all. This condition may persist in some cases for a few seconds, but is soon followed by rupture at the region of greatest tension, *i. e.*, just anterior to the attached region, and the first zooid resumes its interrupted advance, while the second zooid usually remains quiescent, often not moving at all unless stimulated, until the development of the new head has attained a certain stage ». Il arrive parfois (CHILD, 1915, p. 125), comme je l'ai observé chez *Pol. cornuta*,

que la position de scission ne soit pas suivie d'arrachement; l'animal reprend alors son aspect ordinaire. CHUBB a également réussi à empêcher la scission en mettant les animaux dans un vase dont les parois ont été vaselinées, la fixation de la partie postérieure étant ainsi rendue impossible.

Il est probable que la scission se passe de la même façon chez *Pl. maculata* et ne se produit pas à la suite d'une contraction des muscles circulaires comme le prétend CURTIS (1902, p. 522).

Conclusions.

De l'ensemble des observations précédentes on peut conclure que dans tout le groupe des Planaires Tricladés (en exceptant les *Pl. fissipara* et *paramensis*) la scission se produit de la même façon: elle est le résultat des réactions indépendantes qui animent les deux parties, antérieure et postérieure, et qui amènent une brusque déchirure entre ces deux régions; dans tous les cas, la scission est un phénomène extrêmement rapide.

4. Fragmentations anormales et pathologiques.

Je crois pouvoir affirmer qu'en Europe, seules, quatre espèces de Planaires tricladés paludicoles présentent un mode normal de reproduction asexué; la scission s'opère suivant le mécanisme décrit dans le paragraphe précédent; elle se produit exclusivement chez les individus asexués ⁽¹⁾. Ces quatre espèces que j'ai déjà nommées précédemment, sont *Polycelis cornuta*, *Planaria alpina* (et les formes polypharyngiennes qui s'y rattachent), *Pl. subtentaculata* et *Pl. vitta* ⁽²⁾.

Cependant on a signalé des processus de scission chez un grand nombre d'autres espèces: *Bdellocephala punctata* (STEIN-

⁽¹⁾ J'entends désigner par le terme d'« individus asexués », qui reviendra souvent dans ce travail, des animaux qui ne présentent pas d'organes copulateurs mais qui peuvent posséder des rudiments de gonades.

⁽²⁾ WILHELM (1909, p. 86, en note) signale que les *Pl. lugubris* du lac d'Agnano, près de Naples, se reproduisent exclusivement par voie asexuée. Il y a donc là peut-être un processus normal de scission; je n'ai jamais rien observé de tel chez les *Pl. lugubris* récoltées en France.

MANN, 1916), *Dendrocœlum lacteum* (BERNINGER, 1911), *Planaria torva* (BERNINGER, 1911), *Pl. gonocephala* (BERNINGER, 1911; STEINMANN, 1916), *Pl. albissima* (SEKERA, 1888), *Pl. polychroa* (SEKERA, 1888; GHISALBERTI, 1919), *Pl. caratica* (MONIEZ, 1888).

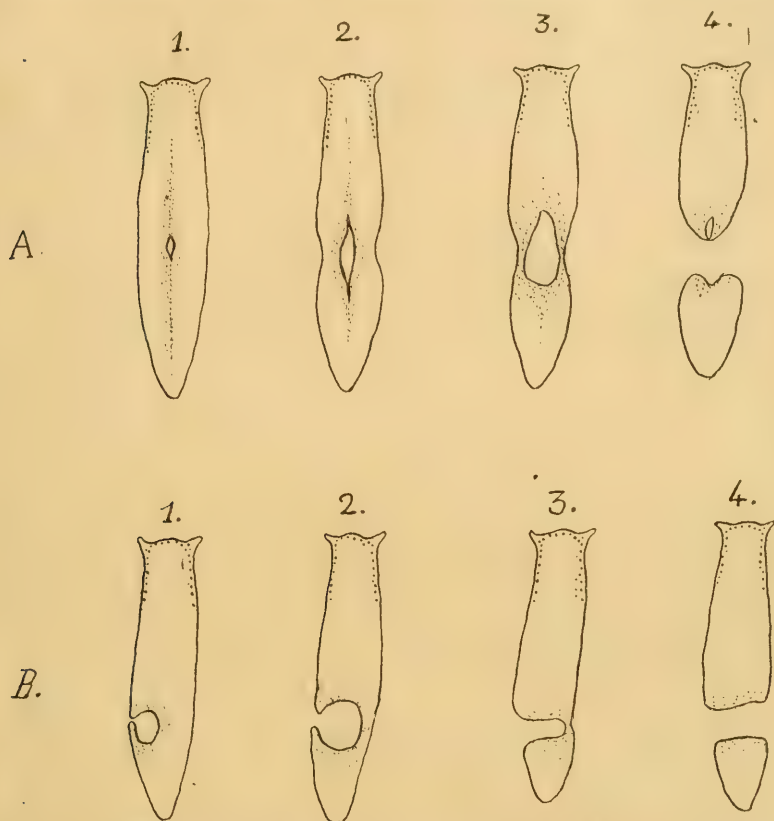


Fig. 5. — Fragmentations pathologiques chez des *Pol. cornuta* sexuées.

J'ai pu, moi-même, observer le phénomène chez *Bdellocephala punctata*, *Dendrocœlum lacteum* et *Planaria gonocephala*. Cette liste, comme on le voit, comprend la presque totalité des Triclades paludicoles ⁽¹⁾. Faut-il en conclure que toutes les Pla-

⁽¹⁾ Parmi les Terricoles, *Rhynchodemus terrestris* présenterait d'après NOLL (1862) un mode de reproduction asexué; mais les observations que j'ai pu faire sur des individus récoltés en Haute-Saône, me conduisent à admettre que *Rh. terrestris* se reproduit exclusivement par voie sexuée. La soi-disant division n'est probablement que le résultat de déchirures pathologiques.

naires sont plus ou moins capables de se reproduire par scission ? Je ne le crois pas ; en réalité, toutes les prétendues scissions signalées dans les espèces ci-dessus sont des phénomènes pathologiques très différents des processus de division normale ; ces fragmentations sont d'ailleurs, en général, suivies de la mort de l'un ou des deux fragments, et ne constituent donc évidemment pas un mode de multiplication.

Ces phénomènes sont déterminés soit par les mauvaises conditions dans lesquelles se trouvent les animaux (milieu confiné, température trop élevée, affaînement, etc.), soit par la maladie, soit par la vieillesse (voir p. 497).

J'ai suivi avec soin le mécanisme de ces fragmentations pathologiques chez des individus *sexués* de *Pol. cornuta* (comme je l'ai dit plus haut, la reproduction asexuée n'a lieu que chez les individus dépourvus d'organes copulateurs ; les scissions qui se produisent chez les animaux sexués sont toujours des fragmentations pathologiques d'un caractère bien différent). Ce phénomène est très fréquent chez les animaux gavés de nourriture et soumis à une température élevée (20° environ), ou simplement, dans les conditions normales chez les individus âgés. On voit apparaître, soit au milieu du corps (fig. A. 1), soit latéralement (fig. 5. B. 1) une déchirure ; le jour suivant, l'encoche s'est beaucoup élargie (fig. 5. A. 2. et 5. B. 2) ; les bords sont en général entourés d'une ligne foncée de pigment ; bientôt les deux parties, antérieure et postérieure, ne sont plus réunies que par un ou deux filaments très déliés (fig. 5. A. 3 et 5. B. 3). Enfin, au bout de deux ou trois jours, les deux parties sont complètement séparées (fig. 5. A. 4 et 5. B. 4). Les fragments qui résultent de cette division (et spécialement les fragments postérieurs) dégénèrent très souvent, ou quand ils subsistent, ils régénèrent mal ou incomplètement.

Ces processus de nature pathologique ont induit en erreur nombre d'auteurs qui ont confondu ces fragmentations ou décompositions lentes et progressives avec les phénomènes de scission normale qui sont, comme nous l'avons vu, bien différents. C'est ainsi que les soi-disant phénomènes de division décrits par VOIGT (1894 a, p. 774) pour *Pl. alpina*, par VOLZ (1900, p. 69) pour *Pol. cornuta*, par STEINMANN (1616) pour *Pl. alpina* et *Pl. gonocphala* sont certainement des fragmentations plus ou moins

pathologiques analogues à celles que j'ai signalées plus haut. Cette fragmentation est, en général, suivie d'une décomposition des fragments; elle ne constitue donc pas un processus de reproduction.

J'ai tenu à insister sur ces processus, car ils sont la source d'une confusion que je crois fâcheuse; et il m'a paru utile de relever une erreur que l'on trouve développée dans un traité de zoologie des plus classiques et des plus répandus, comme l'est le « *Bronn's Thierreich* ».

5. Niveau du plan de scission.

Le niveau du plan de scission n'est pas strictement déterminé; la déchirure se produit au hasard entre les deux parties, antérieure et postérieure.

Mes observations se rapportent principalement à *Pol. cornuta*. Le point de déchirure peut avoir lieu en arrière de la bouche (fig. 6. 1 et 2); le fragment postérieur est alors triangulaire et très petit; la plus grande disproportion que j'ai constatée entre les deux fragments se rapporte à l'individu 3. 1 (= n° 347) qui, à la douzième scission, a donné un fragment postérieur de 0 mm. 3 alors que la souche mesurait 9 mm.; le rapport des deux parties était donc de 1/18. Cet individu a été représenté dans la figure 6. 1.

D'ordinaire le plan de scission passe par le milieu de la cavité pharyngienne (fig. 6. 3); le fragment postérieur contient alors la bouche et une partie de la poche pharyngienne. C'est le cas le plus fréquent.

Enfin, le plan de division peut passer en avant de la base du pharynx (fig. 6. 4) et c'est alors le fragment postérieur qui contient le pharynx⁽¹⁾; dans ce cas les deux fragments sont alors à peu près de même taille; parfois même le morceau postérieur est plus grand que la partie antérieure (fig. 6. 4).

Chez *Pl. alpina*, les fragments postérieurs sont générale-

(1) Contrairement à BARDEEN (1901, p. 34) et à KORSCHULT (1907, p. 95), et d'accord avec STEINMANN (1916), je n'ai jamais vu l'autotomie de l'ancien pharynx dans le fragment postérieur et son remplacement par un organe plus petit; j'ai toujours vu l'ancien subsister.

ment plus petits que chez *Pol. cornuta* : le plan de scission est d'ordinaire postbuccal ; il peut cependant passer parfois par le milieu de la cavité pharyngienne. Je n'ai jamais observé de scission prépharyngienne chez cette espèce.

Chez *Pl. subtentaculata*, DRAPARNAUD signale que le plan de scission est prébuccal ; DUGÈS (1828, p. 169) dit que « c'est toujours derrière le pore alimentaire que se décide le partage ».

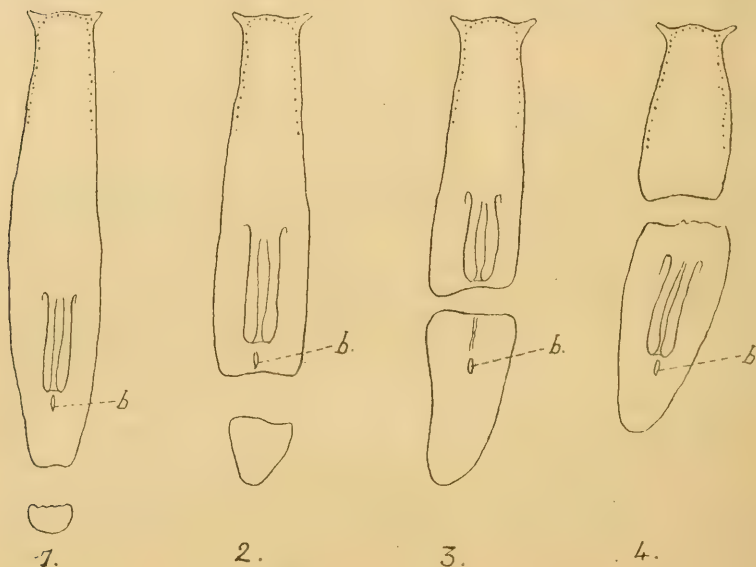


Fig. 6. — Plans de scission de *Pol. cornuta*.

1. Cas extrême ; rapport des deux parties : $\frac{1}{18}$. n° 347. *b.* bouche.
2. Coupure postbuccale.
3. Coupure passant par le milieu de la cavité pharyngienne.
4. Coupure passant en avant de la base du pharynx. Rapport des deux parties : $> \frac{1}{4}$. n° 346.

L. LOBETTI-BODONI (1918, pp. 9-10) a constaté des divisions post et prépharyngiennes. D'après mes observations, le niveau du plan de scission est assez variable ; la séparation a lieu soit en avant, soit en arrière de la bouche ; dans deux cas, j'ai même observé une scission en avant de la base du pharynx.

Pour *Pl. vitta*, VEJDovsky figure (1895, pl. X, fig. 56) un plan

de scission postpharyngien ; STEINMANN (1916, p. 3255) décrit également une scission postpharyngienne ; tous les animaux que j'ai observés se sont coupés aussi en arrière de la bouche ; seul, BORSHAUSER (1912, p. 17, en note) signale que la scission est prépharyngienne.

La conclusion qui ressort de cette étude est que le niveau du plan de scission est très variable : il passe tantôt en avant, tantôt en arrière, tantôt au milieu de la cavité pharyngienne ; les rapports de taille entre les deux fragments sont très différents suivant les cas, ainsi que je l'ai montré pour *Pol. cornuta*. J'ai cherché à préciser, pour cette espèce, le déterminisme du niveau de scission, et, en particulier, à établir le déterminisme des scissions prépharyngiennes. Cette question est difficile ; la division des Planaires est, en effet, comme nous le remarquerons encore maintes fois, un phénomène encore mal fixé et capricieux, très variable d'allure, et s'il n'est plus une simple autotomie, ce n'est pas encore un phénomène de reproduction rigoureusement déterminé. C'est pour cela qu'il est impossible de rendre compte de ces phénomènes à l'aide de quelques lois précises et rigides. D'une scission à l'autre, le niveau de scission peut être très variable ; c'est ainsi que dans l'une de mes cultures, un animal classé comme n° 17, se coupe pour la onzième fois, le 20 septembre ; le fragment postérieur est tout petit et ne mesure que 0 mm. 5, alors que la souche a 6 mm. de long (rapport des fragments : 1/12). Le 26 septembre, le même animal se recoupe pour la douzième fois, et en avant du pharynx, de telle sorte que les deux fragments sont à peu près égaux (rapport des fragments : 1/1). Cet exemple fera comprendre l'impossibilité de formuler, dans l'étude des processus de scissiparité, des conclusions rigoureuses ; on doit se contenter d'indiquer les grandes lignes, l'allure générale du phénomène, sans chercher à rendre compte de toutes exceptions que présentent les lois les mieux établies.

Ceci dit, examinons les résultats généraux que l'on peut, néanmoins, mettre en évidence. Si l'on examine le tableau ci-contre (tableau I), où ont été enregistrées les scissions de plusieurs cultures pendant plus d'une année, on constate que, *proportionnellement*, les scissions prépharyngiennes sont beaucoup plus fréquentes en été qu'en hiver ; c'est ainsi que le pourcen-

Tableau I

Mois	Température moyenne	Nombre total de scissions	Nombre de scissions pré- pharyngiennes	0/0
1920 Mars	—	14	0	0
Avril	—	15	0	0
Mai	—	13	1	7
Juin	16,3	24	7	29
Juillet	17,3	23	4	17
Août	13,7	20	1	5
Septembre	12,6	15	1	6
Octobre	12,3	15	2	13
Novembre	10,4	14	1	6
Décembre	8,7	3	0	0
1921 Janvier	11,3	11	0	0
Février	9,4	7	0	0
Mars	10,6	8	2	25
Avril	11,25	16	2	12,5
Mai	14,1	28	6	15,7
Juin	16,2	29	14	48
Juillet	18,1	20	8	40
Août	14,5	13	7	53

tage des scissions prépharyngiennes tombe à 0 en hiver, tandis qu'il dépasse 50 0/0 en août 1921. Voici, je crois, l'explication que l'on peut donner de ce fait : nous verrons, dans un paragraphe ultérieur, que la température accélère le rythme de la scission de façon bien plus considérable qu'elle n'active les processus de régénération. Il en résulte que l'intervalle d'une scission à la suivante est, de façon générale, très raccourci et ne permet plus la régénération complète de l'individu ; le plan de scission gagne ainsi proportionnellement de plus en plus vers la région antérieure et finit par passer en avant de la base du pharynx. La scission prépharyngienne doit être considérée comme une conséquence de l'accélération du rythme de la division.

VOIGT (1894 a, p. 749-750) avait déjà noté que dans les périodes de division active, le plan de scission, au lieu d'être situé en arrière de la bouche, passait en avant.

Les observations moins poussées que j'ai faites sur *Pl. subtentaculata* conduiraient à des conclusions semblables.

6. Taille des individus se divisant

La taille des individus se multipliant par division est fort variable. Les individus scissipares, étant asexués, sont, en général, de petite taille. Chez *Pol. cornuta* que j'ai spécialement étudié (¹), la taille minima que j'ai observée est 2 mm. ♂ (souche : 2 mm ; fragment : 0 mm. 5 ; observé dans deux cas). Au delà de 9 à 10 mm., les animaux ne se divisent plus ; ils deviennent, d'ailleurs, généralement sexués quand ils ont atteint cette taille.

Comme l'a déjà remarqué VOIGT (1900), les animaux qui se coupent activement sont en général de très petite taille ; les cultures d'été où les scissions sont très fréquentes et les individus de petite dimension, contrastent fortement avec les cultures d'hiver, où les divisions sont rares et les individus de grande taille. C'est là un exemple qui illustre de façon remarquable la théorie de SPENCER sur l'antagonisme entre la croissance et la genèse agamique.

(¹) La dimension des sexués varie entre 12 et 18 mm.

7. Intervalles d'une scission à l'autre

La scission des Planaires paludicoles n'est plus une simple autotomie, provoquée par un excitant extérieur. C'est un phénomène spontané qui, comme beaucoup d'autres phénomènes vitaux, se reproduit de façon rythmique et périodique. Mais ici, la périodicité n'est pas encore établie de façon régulière et varie dans des limites très étendues. La multiplication scissipare des Paludicoles constitue un stade de passage entre l'autotomie simple et un mode normal de reproduction asexuée.

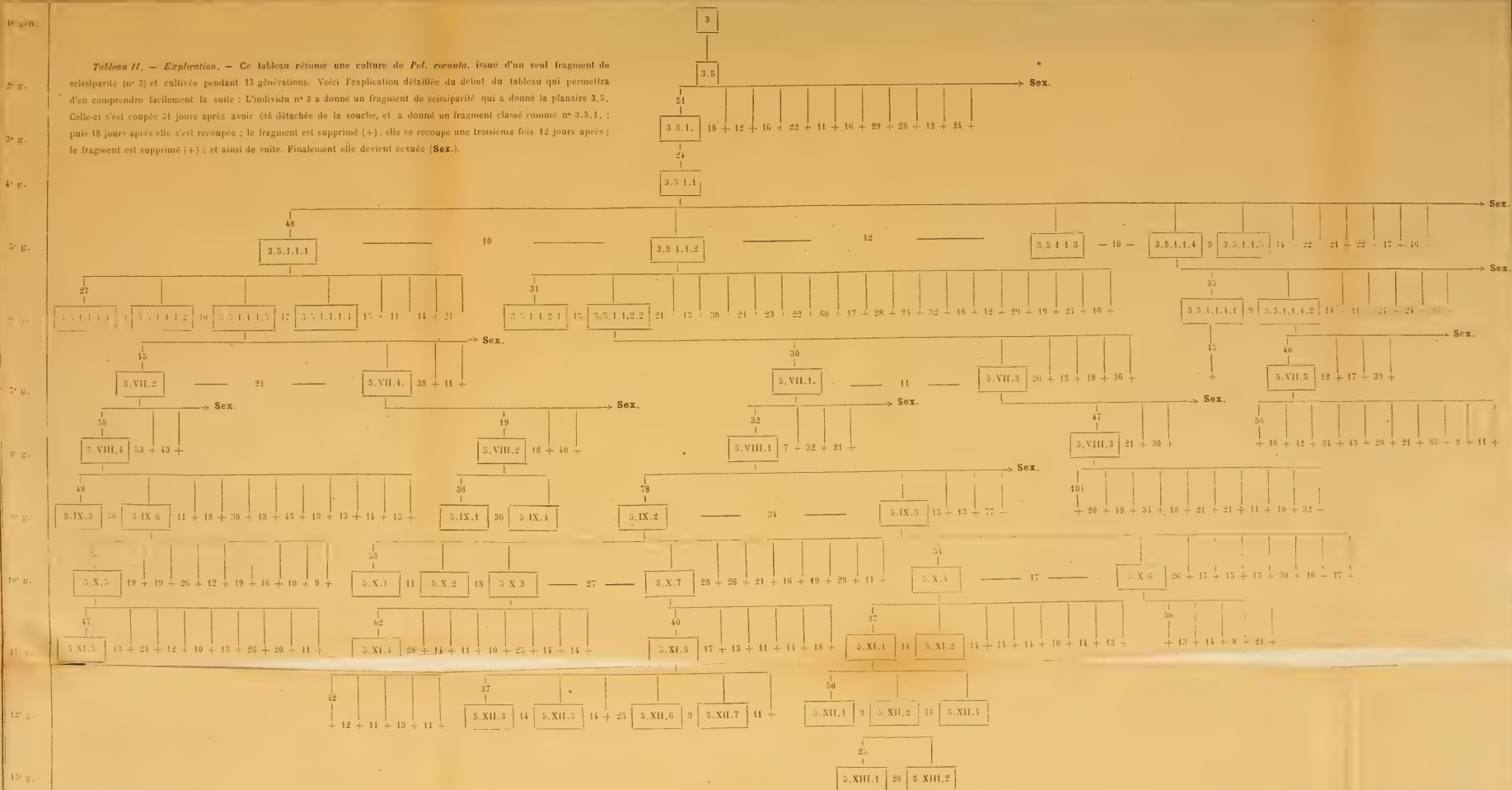
J'ai spécialement étudié à ce point de vue *Pol. cornuta*. Sur le grand tableau (tableau II) qui résume la généalogie de la culture issue de l'individu n° 3, on peut se rendre compte combien les intervalles d'une scission à l'autre sont variables. Cependant, il existe toujours un certain intervalle entre une scission et la suivante, et un animal qui vient de se diviser ne se recoupe jamais que quelques jours plus tard. L'intervalle d'une scission à l'autre dépend, comme nous le verrons plus loin, de la température. J'ai observé, comme minimum de durée entre une scission et une autre, un intervalle de trois jours (observé dans deux cas); le maximum observé est de 77 jours (n° 5. VIII. 1, du 24 janvier au 11 avril). La moyenne varie entre 1 et 4 semaines.

Chez *Pl. alpina*, les conditions sont les mêmes; mais les scissions sont moins fréquentes que chez *Pol. cornuta*, et les intervalles d'une division à la suivante sont plus considérables; la moyenne est un mois environ, et les limites extrêmes observées, 4 et 59 jours.

8. La nature du processus de scission chez les Planaires. Autotomie ou formation de zoïdes.

DALYELL (1814, p. 52) avait déjà noté que la scission de *Pol. cornuta* se produisait sans qu'il y ait auparavant aucune modification préalable de l'organisme. CURTIS (1902, p. 322) qui a fait une étude histologique soignée du processus de scission chez *Pl. maculata* dit : « The examination of a large number of

Tableau II. — *Explication.* — Ce tableau résume une culture de *Pol. cornuta*, issue d'un seul fragment de scissiparité (n° 3) et cultivée pendant 13 générations. Voici l'explication détaillée du début du tableau qui permettra d'en comprendre facilement la suite : L'individu n° 3 a donné un fragment de scissiparité qui a donné la planaire 3.5. Celle-ci s'est coupée 31 jours après avoir été détachée de la souche, et a donné un fragment classé comme n° 3.5.1.; puis 18 jours après elle s'est recoupée; le fragment est supprimé (+); elle se recoupe une troisième fois 42 jours après; le fragment est supprimé (+); et ainsi de suite. Finalement elle devient sexuée (Sex.).





whole worms at the season when the fission is at its height did not show any with signs of new organs developing as a forerunner of fission. Serial sections of tail pieces killed soon after the division also show no trace of the new pharynx, or brain, nor any change in the gut. » L. LOBETTI-BODONI, pour *Pl. subtentaculata* fait des remarques analogues (1918, p. 10) : « La scissione in questi esemplari non é mai preceduta dalla comparsa di un solco trasversale o da processi preparatori dei vari organi, interni od esterni, quali li osservo ZACHARIAS negli esemplari della Slesia. Ho potuto assicuramene esaminando sotto il microscopio parecchi esemplari, che avevo ucciso mentre presentavano i segni di una prossima scissione. »

Pour ces auteurs, il n'y a donc aucune modification qui précède la scission. CHILD, au contraire, dans ses importants travaux sur la reproduction asexuée des Planaires (1906 ; 1910 *a*) a soutenu une opinion tout autre. Ayant tout d'abord fait porter ses recherches sur les *Stenostomum*, il a voulu retrouver chez les Triclares qu'il a pris ensuite comme sujets d'études, le même mode de scission et de bourgeonnement que chez les Rhabdocèles ; c'est ainsi qu'il décrit, chez les Paludicoles, une série de zoïdes arrivant à former, chez les exemplaires de grande taille, une chaîne de quatre individus. Il reconnaît que chez *Pl. maculata*, *dorotocephala* et *velata*, il n'existe aucune modification anatomique qui permette de distinguer les différents zoïdes, mais, par toute une série de procédés variés, il a cru pouvoir mettre en évidence une différenciation physiologique entre les zoïdes successifs. Il m'est impossible d'entrer dans la discussion détaillée ⁽¹⁾ des méthodes employées par CHILD pour démontrer l'existence de multiples zoïdes : régénération (1906, 1910 *a*, 1911), méthode des anesthésiques (1910 *b*), méthode au cyanure (1913 *a*, 1914 *b*), etc. Je renvoie pour les détails aux mémoires originaux de l'auteur ; d'ailleurs, toutes ces expériences n'entraînent guère la conviction ; il semble que l'opinion de CHILD soit faite d'avance et que toutes les expériences n'en sont que des vérifications *a posteriori*.

. Il faut examiner maintenant comment mes expériences per-

(1) STEVENS (1907, p. 362) et STEINMANN (1916) ont déjà critiqué les résultats de CHILD, pour le cas spécial des Planaires.

mettent de faire le partage entre ces deux opinions différentes : simple autotomie sans aucune modification préalable, ou, au contraire, formation de zoïdes nettement délimités. Je crois qu'il y a lieu d'étudier séparément le côté morphologique puis le côté physiologique de la question.

a) *Point de vue morphologique*. — Mes observations s'accordent avec celles de tous les auteurs qui ont étudié histologiquement la scission des Paludicoles ; il n'y a, chez les Triclades (en exceptant toujours le cas de *Pl. fissipara* et *Pl. paramensis*), aucune modification anatomique ou histologique précédant la scission. C'est ce que démontre l'étude des coupes sériees de fragments fixés aussitôt après la scission. La division résulte, comme je l'ai décrit plus haut, d'une déchirure qui se produit *au hasard* entre la partie antérieure et la partie postérieure, dans la région d'étirement ; il n'y a aucune zone strictement prédéterminée, et le niveau du plan de scission est des plus variables. D'ailleurs, si l'on déränge un animal présentant la position de scission, il reprend sa forme normale et plus rien ne trahit cette tentative avortée.

La division résulte d'un simple *arrachement mécanique* ; elle n'a pas besoin, pour se produire, d'aucune zone de moindre résistance préformée à l'avance. Il est assez suggestif, je crois, de rapprocher ces processus de division, du comportement des Planaires bi- ou tricéphales. Il est relativement facile d'obtenir de telles monstruosité ; il suffit de pratiquer une incision longitudinale dans la région antérieure et d'empêcher le rapprochement des deux lèvres de la blessure. Les anciens naturalistes, DALYELL et JOHNSON en particulier, avaient déjà obtenu des planaires bicéphales ; les formes doubles ont fait, de la part des biologistes modernes, l'objet d'un grand nombre de recherches, parmi lesquelles il faut citer, tout spécialement, celles de VAN DUYNE (1896), de VOIGT (1899), de MORGAN (1901 b), de SEKERA (1906), de STEVENS (1909), de STEINMANN (1909-1910), etc. Ces expérimentateurs ont constaté qu'une incision suffisamment profonde est toujours suivie d'autotomie, et d'un arrachement isolant les deux parties l'une de l'autre.

Mes expériences confirment ces résultats : je décrirai avec détail seulement l'une d'elles, les autres reproduisant, à quelques variantes près, les mêmes particularités. Le 31 janvier.

je fais des incisions longitudinales dans plusieurs *Pol. cornuta* asexués. La plupart des animaux, trop profondément incisés, se séparent, les jours suivants, en deux moitiés. Cependant l'un d'eux ne se divise pas et régénère deux têtes ; en voulant approfondir l'incision entre les deux têtes, je fais un faux mouvement et ne réussis qu'à pratiquer une encoche dans la tête droite. A la suite de cette nouvelle blessure, il se forme une troisième petite tête. Le 4 mars, l'animal devenu tricéphale

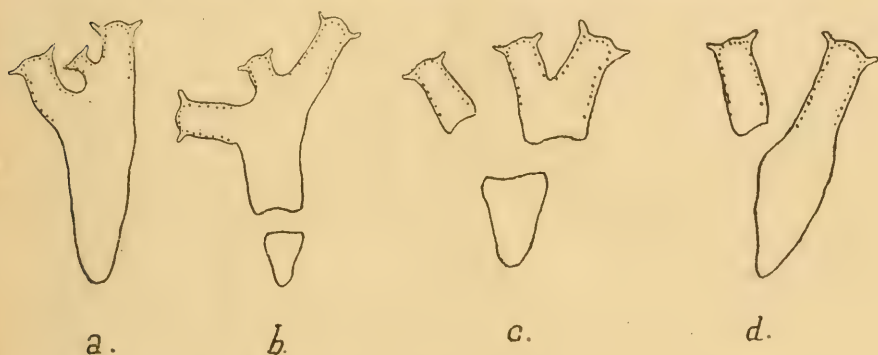


Fig. 7. — Comportement d'une Planaire (*Pol. cornuta*) tricéphale.

présente l'aspect représenté sur la figure 7a. Le 13 mars, cet individu se coupe normalement (fig. 7b). Le 26 avril, il se recoupe, mais lors de la scission, l'une des têtes se détache (fig. 7c). L'animal redevenu bicéphale se recoupe enfin le 3 mai, et se sépare en deux moitiés (fig. 7d) qui redonnent, chacune, une Planaire normale.

Tous les animaux rendus polycéphales se sont ainsi coupés tôt ou tard, et ont redonné des Planaires normales. Dans ce cas, la division est évidemment le résultat d'un simple arrachement mécanique ; elle est due à la traction exercée par les deux têtes qui se dirigent en sens inverses. Il ne peut être ici question de zone de scission préétablie puisque la coupure se produit dans la partie médiane commune de l'individu primitif. Il en est, je crois, exactement de même dans les processus de division normale ; la scission résulte de l'arrachement survenu entre les deux parties, antérieure et postérieure, sans qu'il y ait dans la région médiane aucune zone de moindre résistance.

La question, du point de vue morphologique, me semble donc résolue : il n'y a aucune disposition ou modification qui précède la scission.

b) *Point de vue physiologique*. — S'il n'y a aucune disposition morphologique précédant la scission n'y a-t-il pas quelque modification physiologique qui prélude à l'acte de la scission ?

Nous avons vu, dans un paragraphe précédent, que la scission est un phénomène rythmique et périodique ; un certain intervalle sépare toujours une division de la suivante. Envisagée sous cet angle, la question se présente de tout autre façon ; la scission est précédée d'une certaine période de préparation ; c'est pendant cette période que s'établit l'autonomie et l'individualité de la région postérieure.

Cette conclusion n'autorise cependant nullement à accepter intégralement la théorie de CHILB. Si les Tricladés présentaient une série de zoïdes bien délimités, le niveau du plan de scission serait rigoureusement déterminé, et non pas essentiellement variable, comme il l'est en réalité ; s'il s'agissait d'un bourgeonnement de zoïdes, analogue à celui des Rhabdocèles et des Oligochètes, on assisterait à un phénomène très régulier, lié à une croissance continue, alors que la scission des Planaires est un processus tout à fait irrégulier, survenant à des intervalles extrêmement différents. Enfin, nous verrons plus loin, que la température agit de façon très dissemblable sur les processus de croissance et de scission, et décèle, par là, la nature différente de ces deux phénomènes.

En résumé, on doit admettre que la division des Planaires est précédée d'une série de processus qui assurent l'autonomie et l'individualité de la région postérieure, mais qui sont fort différents d'un bourgeonnement régulier de zoïdes ; cette autonomie n'intéresse d'ailleurs pas une partie strictement déterminée, mais une région aux limites vagues et imprécises ⁽¹⁾ ; c'est un peu au hasard que se produit l'arrachement entre les deux parties, antérieure et postérieure.

(¹) CHILB, dans son premier travail (1906, p. 122) dit que « this condition — propriétés spéciales de la région postérieure — is not sharply centralized or localized in the region, but extends more or less completely throughout its length » ; cette manière d'envisager la question me paraît beaucoup plus juste que l'opinion intransigeante soutenue par l'auteur dans ses derniers travaux.

Nous assistons dans la division des Triclades, à la transition entre un phénomène d'autotomie accidentel, et un mode de reproduction normal ; c'est ce qui rend très délicate l'étude de ce processus encore mal fixé et par suite irrégulier et peu précis.

9. Action des facteurs externes sur la scission.

1) *Température*

On a signalé, à plusieurs reprises, que l'élévation de température accélère la scission, mais cette action n'avait fait jusqu'ici l'objet d'aucune étude précise.

Cette étude est, en effet, difficile : la scission étant, comme nous l'avons vu, un phénomène tout à fait irrégulier, l'observation d'un seul individu ne peut conduire à aucun résultat. Il est nécessaire pour dégager les lois générales, d'opérer sur des séries considérables et pendant une période relativement longue ; c'est le seul moyen d'éliminer, partiellement tout au moins, les innombrables fluctuations de détail.

Mes observations se rapportent principalement à une longue culture de *Pol. cornuta*, suivie pendant 13 générations, du 10 janvier 1920 au 31 août 1921 (c'est-à-dire pendant 18 mois environ) ; le tableau II donne la généalogie de cette culture. On remarquera qu'elle est issue d'un fragment unique ; le patrimoine héréditaire était donc aussi semblable que possible dans tous les individus. Pendant un an, d'août 1920 à août 1921, la température a été notée chaque jour ; comme cette culture était soumise, suivant les saisons, à des conditions assez diverses, les résultats sont également variés ; ils ont été consignés dans le tableau III (les deux dernières colonnes du tableau se rapportent à une question qui sera étudiée ultérieurement). Ce tableau a permis d'établir la courbe représentée dans la fig. 8.

Cette courbe montre que le rythme de la scission s'accélère avec l'élévation de température jusqu'à un maximum qui se place entre 14 et 15°. Au delà, la courbe descend très brusquement, et à 20°, toute division cesse, et les individus pré-

sentent des altérations pathologiques. Quand la température baisse, le rythme de la scission se ralentit; je n'ai jamais

Tableau III.

Mois	Température moyenne	Nombre d'individus de la culture	Nombre de scissions	Pourcentage de scissions	Nombre d'individus devenant sexués	Pourcentage d'individus devenant sexués
1920 Août	13,7	13	13	100	0	0
Septembre	12,6	15	13	86	0	0
Octobre	12,3	17	14	82	1	6
Novembre	10,1	19	13	68	0	0
Décembre	8,7	19	3	15	3	15
1921 Janvier	11,3	15	11	72	2	12
Février	9,4	14	7	50	3	21
Mars	10,6	14	10	71	0	0
Avril	11,25	18	14	77	0	0
Mai	14,1	18	28	155	1	5,5
Juin	16,2	17	29	170	0	0
Juillet	18,1	16	20	125	0	0
Août	14,5	6	13	217	0	0

observé, pour *Pol. cornuta*, de scission au-dessous de 8°.

En somme, cette courbe ressemble à celles qui ont été éta-

bles pour traduire le rapport entre la température et différents phénomènes physiologiques ; au-dessous d'une certaine température, les processus sont arrêtés ; au delà, ils s'accélèrent avec l'élévation de température, atteignent un maximum, puis la courbe redescend brusquement jusqu'au moment où elle atteint la température mortelle pour l'espèce.

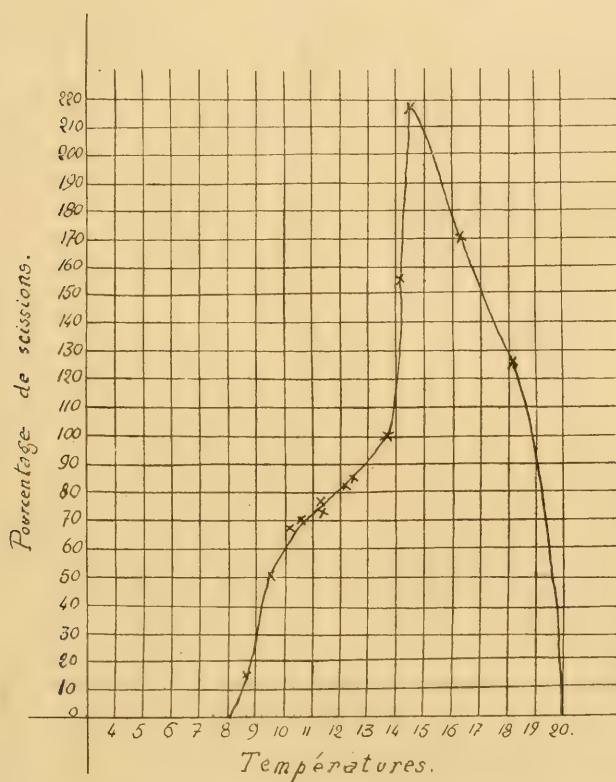


Fig. 8. — Courbe traduisant l'action de la température sur la scission.

Mais un autre point doit nous arrêter dans l'examen de cette courbe : sa marche ascendante est extrêmement rapide. On a appliqué aux organismes la loi que VAN'T HOFF et ARRHÉNIUS avaient établie pour les réactions chimiques ; elle indique que, pour toute élévation de température de 10° , la vitesse d'une réaction devient environ double ou triple. LÖEB donne comme moyenne, pour le développement des organismes, le chiffre

de 2,8 qui représente l'augmentation de la vitesse de croissance pour une élévation de 10° (ce que l'on désigne en général par Q_{10}). Cette loi a été appliquée aux phénomènes les plus divers : battements du cœur, conduction des nerfs, phénomènes de locomotion, développement des œufs, croissance, régénération, etc.

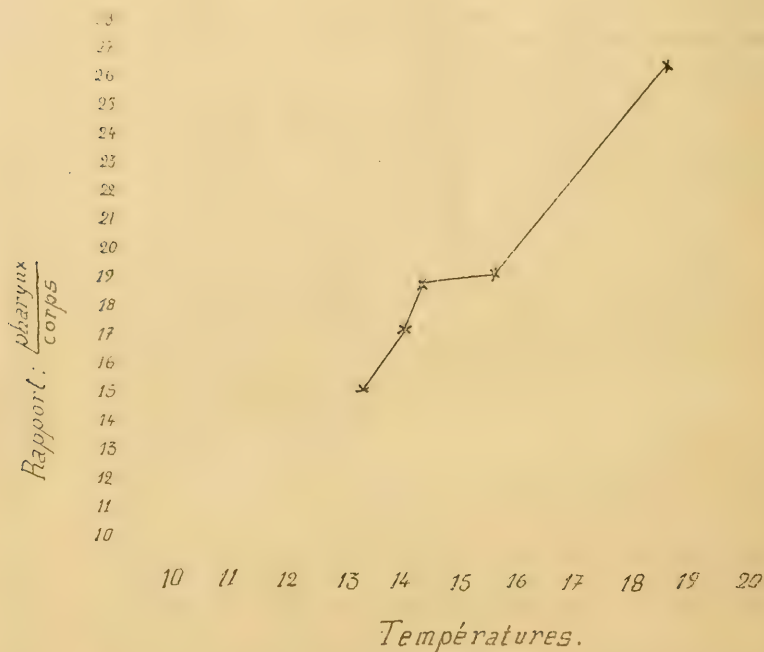


Fig. 9. — Courbe traduisant l'action de la température sur la régénération.

J'ai moi-même repris l'étude de la régénération du pharynx chez *Pol. cornuta*, en fonction de la température. Mes expériences sont résumées dans le tableau IV et dans la courbe de la figure 9. Elles confirment ce que d'autres biologistes avaient établi pour des organismes différents. Si l'on calcule le coefficient d'augmentation de la vitesse de régénération par 10°, à l'aide de la formule :

$$Q_{10} = \left(\frac{K_2}{K_1} \right)^{\frac{10}{t_2 - t_1}}$$

on trouve qu'entre 13°26 et 18°6, $Q_{10} = 2,83$, chiffre presque identique au nombre 2,8 indiqué par LÖB comme moyenne pour l'augmentation de croissance en fonction de la température.

Ceci dit, si l'on examine la courbe représentant l'augmentation du nombre de scissions en fonction de la température, on

Tableau IV

Numéro de l'expérience	Température moyenne	Nombre d'individus	Rapport : $\frac{\text{pharynx}}{\text{corps}}$ ramené en 0/0	Moyenne
37. 1.	18,6	6	17,9 — 30,0 — 29,6 30,0 — 27,0 — 23,6	26,35
37. 2.	14,3	8	20,4 — 21,6 — 13,2 — 20,5 16,5 — 18,5 — 20,0 — 14,0	18,7
37. 3.	14	3	17,8 — 16,5 — 17,0	17,1
37. 4.	13,26	10	11,7 — 17,6 — 12,6 — 16,0 — 13,2 16,0 — 11,7 — 17,6 — 19,4 — 14,2	15
37. 5.	15,57	6	19,7 — 16,6 — 18,7 20,3 — 19,2 — 19,2	19

ne pourra manquer d'être frappé de la façon dont elle monte rapidement au voisinage de l'optimum. Et si l'on calcule le Q_{10} entre 13°7 et 14°5 (optimum) on le trouve égal à 26,3, c'est-à-dire dix fois plus grand que le chiffre précédemment obtenu pour la régénération.

L'élévation de température accélère donc de façon très différente la scission et la régénération. Ces observations nous permettent de comprendre, comment, ainsi que nous l'avons exposé plus haut (p. 383), l'élévation de température augmente le pourcentage des scissions prépharyngiennes. Elles nous montrent aussi que la régénération et la scission sont des phénomènes de

nature très différente : cette conclusion vient encore renforcer les critiques que j'avais formulées plus haut au sujet de la théorie de CHILD ; la scission des Planaires ne saurait être la simple conséquence de phénomènes de croissance et ne peut résulter, par conséquent, de la différenciation de zoides successifs. Ces deux phénomènes diffèrent, d'ailleurs, non seule-

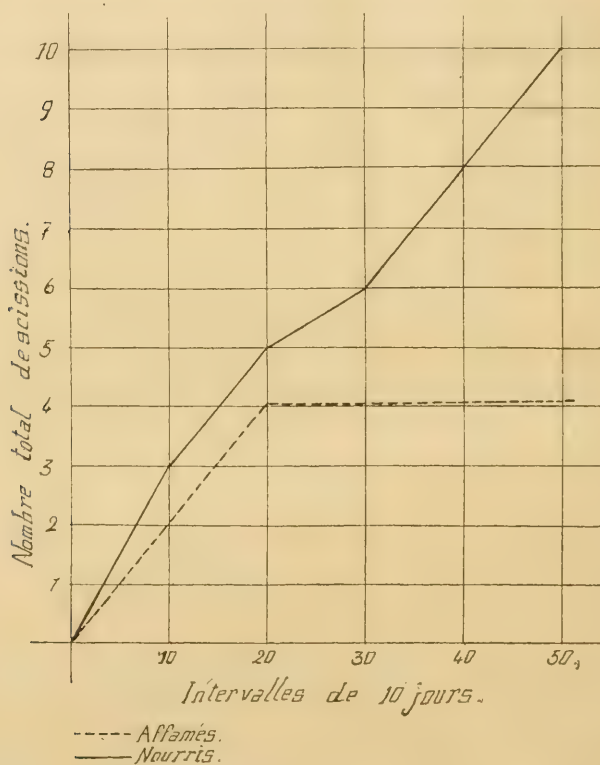


Fig. 10. — Courbe traduisant l'action de la faim sur la scission.

ment par l'allure générale de la courbe d'accélération en fonction de la température, mais encore par beaucoup d'autres points : le minimum de température auquel se produit la scission est, comme nous l'avons vu, de 8° , alors que les processus de régénération se continuent jusqu'à $3-4^{\circ}$ environ. L'optimum de température pour la scission se place entre 14 et 15° ; il paraît être de 18° environ pour la régénération. Ces deux phénomènes ne sont donc nullement assimilables.

Les chiffres précédents ne valent que pour *Pol. cornuta*. Ils varient avec chaque espèce. C'est ainsi que *Pl. subtentaculata*, espèce méditerranéenne, ne se coupe pas au-dessous de 14°; j'ai conservé une collection d'individus pendant plusieurs mois, à une température inférieure à 14°, sans observer aucune scission. L'optimum que des observations en nombre insuffisant ne me permettent pas de préciser, se place certainement au-dessus de 20°.

2. Nourriture

Si l'excès de nourriture n'accélère pas la fréquence des scissions, l'inanition, par contre, arrête toute multiplication.

C'est ce que montre l'expérience 20, résumée par le graphique ci-contre (fig. 10). Vingt *Pol. cornuta*, asexués, provenant des environs de Paris, sont répartis en deux lots : dix sont nourris, et dix conservés dans un bocal, sans aucune nourriture. Pendant les trois premières semaines, le nombre de scissions est à peu près le même dans les deux cultures. Mais, à partir de ce moment, les individus affamés cessent complètement de se diviser, tandis que les exemplaires alimentés continuent à se couper comme précédemment (assez lentement, d'ailleurs, car la température, lors de cette expérience, était relativement basse).

L'inanition suspend donc la reproduction scissipare.

10. Le mécanisme de la scission.

Expériences de décapitation.

1. La méthode de décapitation

Nous avons étudié jusqu'ici le processus de scission lui-même et ses différentes modalités. Le phénomène étant connu, il faut rechercher s'il est possible de le provoquer expérimentalement. Jusqu'ici, CHILD est le seul auteur qui se soit attaqué à ce difficile problème. Si plusieurs points de l'œuvre du zoologiste américain sont passibles de sérieuses critiques, on doit reconnaître néanmoins qu'il est le seul biologiste qui se soit efforcé d'abor-

der la question de façon vraiment sérieuse et par la voie expérimentale.

Pour CHILD (1910 *a*; 1912; 1915), la scission des Planaires résulterait de l'isolement physiologique du second zoïde (nous avons rappelé plus haut que, pour CHILD, les Planaires scissipares sont formés d'une chaîne de zoïdes comprenant de 2 à 4 individus). Dans les conditions normales, le zoïde antérieur commande le zoïde postérieur et le tient sous sa dépendance; mais lorsque le zoïde postérieur a atteint une taille déterminée, il acquiert une certaine autonomie et tend à se libérer de la tutelle du premier zoïde; les deux parties finissent par réagir indépendamment, ce qui est la cause de l'arrachement se produisant entre les deux régions.

On peut accepter, dans son ensemble, la théorie de CHILD, quitte, bien entendu, à ne pas tenir compte de l'hypothèse, tout à fait inutile d'ailleurs ici, de l'existence de plusieurs zoïdes; cette hypothèse comme nous l'avons vu, ne s'accorde pas avec l'ensemble des faits observés. Le processus de scission est le résultat des réactions autonomes et indépendantes des deux parties, antérieure et postérieure; il reconnaît pour origine la disparition des corrélations normales entre ces deux parties. Cette conception n'est, d'ailleurs, pas à proprement parler, une hypothèse; ce n'est que l'interprétation rigoureuse du phénomène de scission tel que nous l'avons décrit précédemment.

On peut réaliser une expérience qui imite les modalités de l'isolement physiologique. Si l'on sectionne profondément une Planaire par une incision transversale, mais tout en laissant subsister un pont reliant les deux moitiés, on constate que les deux parties réagissent indépendamment: la partie antérieure rampe normalement, tandis que la partie postérieure se fixe au substratum; si l'échancrure est assez profonde, il se produit presque toujours un arrachement entre les deux parties. Cet isolement physique est, en somme, comparable à l'isolement physiologique qui provoque le processus normal de scission.

Si la division des Planaires reconnaît pour cause un manque de corrélations entre les différentes parties de l'animal, il suffira, pour provoquer le phénomène, de supprimer le système de commande, c'est-à-dire la tête et les ganglions cérébroïdes; on obtient ce résultat par la *décapitation*.

C'est à CHILD (1910 *a*) que revient le mérite d'avoir découvert cette élégante méthode ; il a opéré sur *Pl. dorotocephala*, et les résultats de ses expériences paraissent très concluants ⁽¹⁾.

CHILD a fort bien vu la façon dont agissait la décapitation (1910 *a*, p. 167) : « Fission never occurs immediately after the operation and at ordinary room temperatures usually not for several days. With higher temperatures it occurs somewhat earlier, with lower somewhat later. It is in no sense the result of shock connected with the operation. As a matter of fact, its occurrence is determined by the stage of development of the new head which forms in place of that removed. Fission never occurs until this head has attained a stage of development sufficient to permit of active, well coordinated and sustained locomotion ; that this must be the case is evident from the preceding description of the act of fission. Moreover, unless food is given, fission never occurs after the new head, i. e. the nervous system, has attained a certain later stage of development in which it controls the réactions of the posterior region more completely. In short, fission may occur during a certain period, beginning when the new head is so far advanced to control fully the reactions of the posterior region, and ending when the new head has attained the later stage which permits more complete subordination of the posterior region. »

Je ne peux que confirmer ces observations ; et c'est en cela, d'ailleurs, que réside le point faible de la méthode. Chez certaines espèces, et en particulier chez *Pol. cornuta*, l'intervalle qui sépare le moment où la régénération est suffisante pour permettre à l'animal de ramper normalement, et celui où la régénération de la tête est complètement achevée, est fort court ; et c'est seulement dans ce petit intervalle que la décapitation peut influer sur la fréquence des scissions ; comme, d'autre part, la scission est fréquente chez cette espèce et que les témoins se coupent activement, les résultats qui ressortent de la compa-

(1) Si l'effet de la décapitation paraît réel, l'action des autres facteurs invoqués par CHILD semble beaucoup plus douteuse ; on a l'impression que les résultats des expériences, quelle que soit leur nature, vérifient toujours la théorie : si l'on nourrit l'animal, la taille augmente, le deuxième zoïde s'accroît, et la scission se produit ; si, au contraire, on affame le sujet, le premier zoïde étant plus sensible que le second, s'affaiblit aussi plus rapidement, ce qui provoque la scission. Cette théorie qui interprète ainsi, avec une égale facilité, les résultats les plus opposés, ne peut manquer d'entraîner un certain scepticisme.

raison entre individus décapités et animaux intacts sont souvent peu suggestifs.

Les résultats obtenus varient suivant les espèces. Nous allons les passer successivement en revue.

2. *Polycelis cornuta*

J'ai fait une dizaine d'expériences portant sur un total de près de 200 individus. Comme je viens de le dire, les résultats obtenus avec cette espèce sont peu nets, et, en général, les

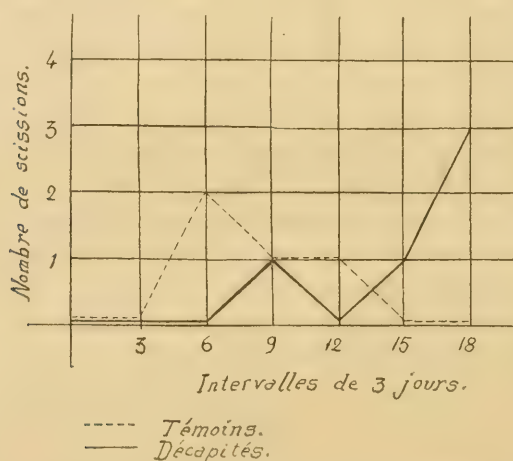


Fig. 11. — Expérience de décapitation sur *Pol. cornuta*. Exp. 6. 3.

témoins se coupent tout autant que les décapités. Cependant, l'abondance des positions de scission chez les décapités s'opposant à leur rareté chez les témoins, semble indiquer que la décapitation déclenche le réflexe de la scission, mais que des facteurs accessoires (apathie générale et lenteur des mouvements dues à la décapitation) empêchent l'achèvement du processus.

Il m'est impossible de donner le détail de toutes les expériences entreprises, ce qui entraînerait des répétitions fastidieuses. Je résume seulement, pour deux séries, les notes de mon cahier d'expériences.

Expérience 6. 3. — 19 août 1920. — 20 individus asexués de *Pol. cornuta* sont triés dans une récolte faite aux environs de Pontarlier, et choisis de tailles à peu près égales; 10 sont décapités et 10 conservés comme témoins,

22 août. — *Témoins* : 1 scission.

Décapités : J'assiste à une position de scission, mais elle ne s'achève pas.

23 août. — *Décapités* : 2 positions de scission qui ne s'achèvent pas.

24 août. — *Témoins* : 1 scission.

Décapités : plusieurs positions de scission qui ne s'achèvent pas.

25 août. — *Décapités* : plusieurs positions de scission qui ne s'achèvent pas.

26 août. — *Témoins* : 1 scission.

Décapités : J'assiste à une position de scission qui s'achève et sépare les deux moitiés de l'individu.

27 août. — *Décapités* : positions de scission qui ne s'achèvent pas.

28 août. — *Décapités* : id. id.

29 août. — *Témoins* : 1 scission.

31 août. — *Décapités* : positions de scission très nettes mais qui ne s'achèvent pas.

1^{er} septembre. — *Décapités* : Un animal se coupe; d'autres présentent des positions de scission, mais elles ne s'achèvent pas.

2 septembre. — *Décapités* : Les individus commencent à avancer normalement. J'observe quelques positions de scission.

3 septembre. — *Décapités* : Un individu coupé. De plus j'assiste à la scission d'un autre individu.

4 septembre. — *Décapités* : Positions de scission qui ne s'achèvent pas.

5 septembre. — *Décapités* : J'assiste à une scission.

6 septembre. — La régénération des têtes des décapités étant terminée, je clos l'expérience.

Si l'on traduit cette expérience par un graphique, l'on obtient les courbes représentées figure 11. Les résultats sont, en somme, assez peu nets, quoique les décapités semblent présenter une recrudescence de scissions entre 15 et 18 jours après l'opération. Mais si les résultats bruts ne sont pas très convaincants, le fait que les positions de scission sont très fréquentes chez les décapités et se déclenchent comme des réflexes dès que l'on stimule l'animal, indique l'influence indéniable de l'opération; seules des conditions accessoires et secondaires empêchent l'achèvement des scissions.

Expérience 6. 4. — 13 septembre 1920. — Je récolte aux environs de Pontarlier des *Pol. cornuta* asexués et les nourris.

14 septembre. — Je choisis 20 individus, de tailles à peu près égales; 10 sont décapités et 10 gardés comme témoins.

17 septembre. — *Décapités* : J'observe une position de scission qui ne s'achève pas.

18 septembre. — *Témoins* : 2 scissions.

19 septembre. — *Décapités* : Une position de scission bien nette, mais qui ne s'achève pas.

20 septembre. — *Témoins* : 2 scissions.

Décapités : Quelques positions de scission qui ne s'achèvent pas.

21 septembre. — *Décapités* : Nombreuses positions de scission qui ne s'achèvent pas.

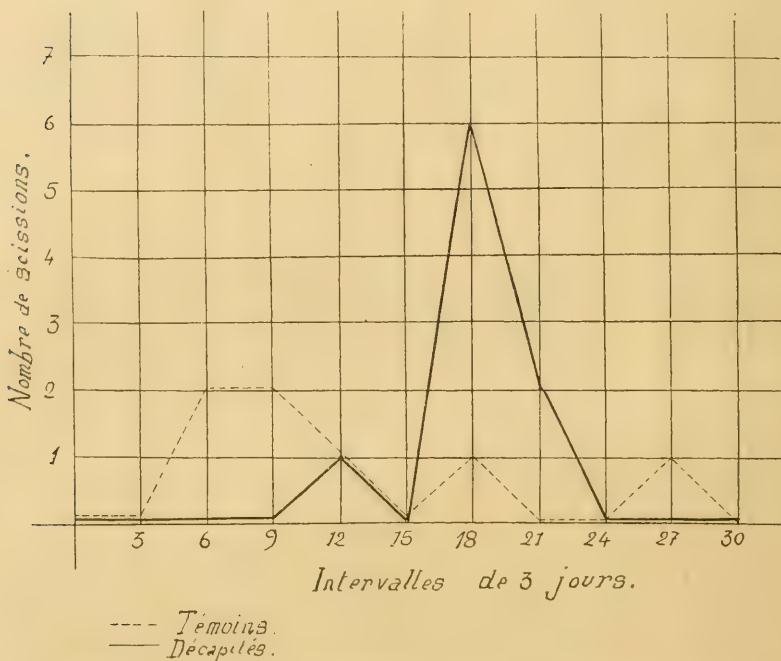


Fig. 12. — Expérience de décapitation sur *Pol. cornuta*. Exp. 6. 4.

22 septembre. — *Décapités* : Nombreuses positions de scission qui ne s'achèvent pas.

23 septembre. — *Décapités* : Nombreuses positions de scission qui ne s'achèvent pas.

24 septembre. — *Témoins* : 1 scission.

Décapités : Nombreuses positions de scission.

25 septembre. — *Décapités* : J'observe 6 positions de scission très nettes, dont une s'achève.

27 septembre. — *Décapités* : Nombreuses positions de scission très nettes.

28 septembre. — *Décapités* : Nombreuses positions de scission très nettes.

29 septembre. — *Témoins* : 4 scissions.

Décapités : 2 individus coupés ; de plus j'assiste à une division.

30 septembre. — *Décapités* : 2 individus coupés ; de plus, j'assiste à une position de scission très nette qui ne s'achève pas.

1^{er} octobre. — *Décapités* : 1 individu coupé ; de plus, j'assiste à deux positions de scission très nette qui ne s'achèvent pas.

2 octobre. — *Décapités* : 1 individu coupé ; de plus, j'assiste à une scission complète.

3 octobre. — *Décapités* : le dernier individu présente une position de scission très nette qui ne s'achève pas.

5 octobre. — *Décapités* : le dernier individu présente deux positions de scission qui ne s'achèvent pas.

8 octobre. — *Témoins* : 1 scission.

13 octobre. — Je clos l'expérience.

Le nombre des scissions chez les décapités et les témoins n'est donc pas extrêmement différent (7 chez les témoins ; 9 chez les décapités), mais la courbe qui résume l'expérience (fig. 12) montre qu'entre 15 et 21 jours après l'opération, les individus décapités présentent une recrudescence de scissions ; ce maximum serait encore bien plus accentué si l'on avait tenu compte de toutes les positions de scission qui s'ébauchent mais ne s'achèvent pas.

3. *Planaria alpina*.

Les résultats que j'ai obtenus avec *Pl. alpina* sont remarquablement nets ; cela est dû, en partie, tout au moins, à ce que la scission est peu fréquente chez cette espèce ; les témoins ne se coupent pas ou presque pas et font ainsi mieux ressortir l'influence de la décapitation chez les individus opérés.

J'ai effectué 6 séries d'expériences sur cette espèce ; je donnerai seulement ici le détail de l'une d'elles.

Expérience 7. 5. — 20 septembre 1920. — Je récolte aux environs de Pontarlier des individus asexués de *Pl. alpina* et les nourris.

21 septembre. — Je choisis 30 individus de tailles égales et les réparties en deux lots : 15 sont décapités ; 15 conservés comme témoins.

23 septembre. — *Décapités* : J'observe quelques positions de scission.

25 septembre. — *Décapités* : 1 scission.

26 septembre. — *Décapités* : 3 scissions.

27 septembre. — *Décapités* : 4 scissions.

28 septembre. — *Décapités* : 2 scissions.

29 septembre. — *Décapités* : 1 scission.

1^{er} octobre. — *Décapités* : 1 scission.

3 octobre. — *Décapités* : 1 scission.

4 octobre. — *Décapités* : 1 scission.

8 octobre. — *Décapités* : il ne reste plus qu'un individu qui ne se coupe pas et qui sera supprimé le 13 octobre.

Témoins : aucun des témoins ne s'est coupé ; je les alimente (1).

9 octobre. — Je décapite les 15 témoins.

13 octobre. — 2 scissions.

14 octobre. — 6 scissions.

15 octobre. — Les animaux sont transportés à Paris, ce qui trouble évidemment quelque peu l'expérience ; deux individus malades sont supprimés à l'arrivée.

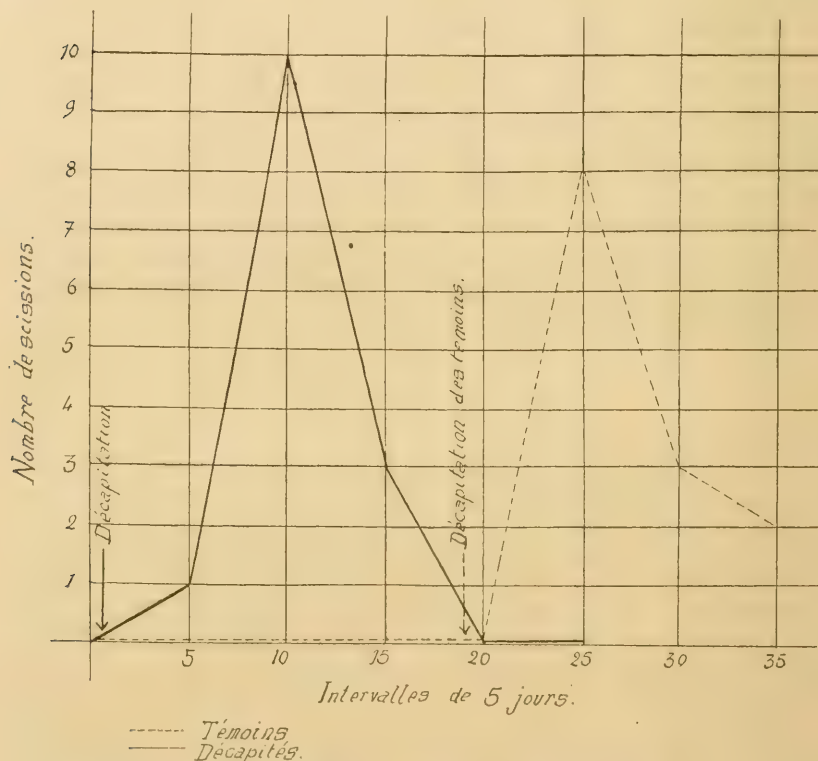


Fig. 13. — Expérience de décapitation sur *Pl. alpina*. Exp. 7. 5.

18 octobre — 1 scission.

19 octobre. — 1 scission.

20 octobre. — 1 scission.

21 octobre. — 1 scission.

24 octobre. — 1 scission. Tous les animaux s'étant coupés, l'expérience est close.

(1) Il est indispensable de toujours alimenter les individus avant l'opération ; sans cela l'inanition arrête la reproduction scissipare, comme nous l'avons vu au paragraphe précédent.

Cette expérience résumée par le graphique ci-contre (fig. 13) est remarquablement nette ; les témoins dont pas un ne s'est coupé dans la première partie de l'expérience, se sont, au contraire, *tous* divisés, après avoir subi la décapitation.

4. *Planaria subtentaculata*.

J'ai fait avec cette espèce plusieurs séries d'expériences qui m'ont fourni des résultats positifs. Je donne le détail de deux séries :

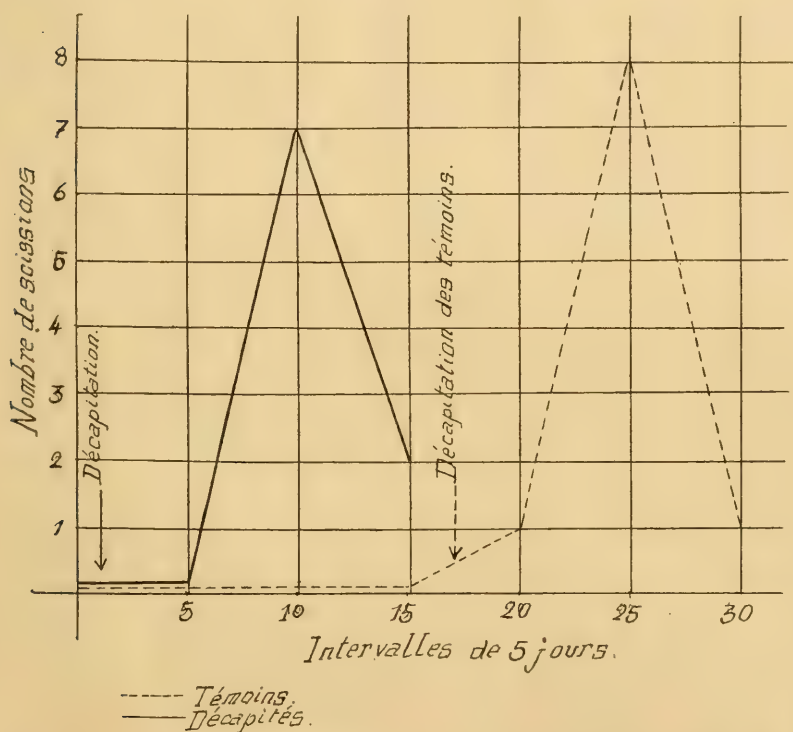


Fig. 14. — Expérience de décapitation sur *Pl. subtentaculata*. Exp. 12. 1.

Expérience 12. 1. — 27 mai 1921. — Des *Pl. subtentaculata*, provenant de Montpellier, sont alimentées.

28 mai. — Je choisis 20 individus de tailles égales, 10 sont décapités, 10 conservés comme témoins.

3 juin. — *Décapités* : 1 scission. De plus, j'assiste à une position de scission qui ne s'achève pas.

4 juin. — Décapités : 2 scissions.

6 juin. — Décapités : 4 scissions.

8 juin. — Décapités : 4 scission.

11 juin. — Décapités : 1 scission.

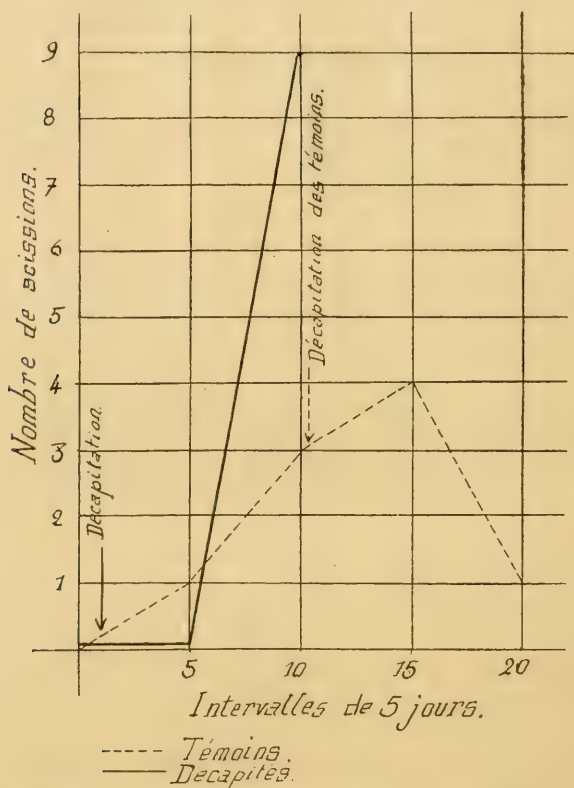


Fig. 15. — Expérience de décapitation sur *Pl. subtentaculata*. Exp. 12. 2.

13 juin. — Décapités : le dernier individu ne se coupant pas, je le supprime.

Témoins : 1 scission. Je nourris les autres témoins.

14 juin. — Je décapite les témoins.

20 juin. — 5 scissions.

21 juin. — 3 scissions.

22 juin. — 1 scission. Tous les individus se sont coupés.

Cette expérience montre nettement l'influence de la décapitation (voir le graphique de la fig. 14) sur la scission, aussi bien dans la série du début que dans la série témoin.

Expérience 12. 2. — 22 juin 1921 — 20 *Pl. subtentaculata* provenant de Montpellier sont alimentées ; puis 10 individus sont décapités ; les 10 autres servent de témoins.

24 juin. — *Témoins* : 1 scission.

27 juin. — *Témoins* : 2 scissions.

Décapités : 2 scissions, et plusieurs positions de scission qui ne s'achèvent pas

28 juin. — *Décapités* : 3 scissions.

29 juin. — *Témoins* : 1 scission

Décapités : 3 scissions.

30 juin. — *Décapités* : 1 scission.

1^{er} juillet. — Je nourris les témoins.

2 juillet. — Le dernier animal décapité ne se coupant pas, je le supprime. Je décapite les témoins ; j'en abime un ; il en reste cinq.

3 juillet. — Une position de scission très nette.

4 juillet. — 1 scission.

5 juillet. — 1 scission.

6 juillet. — 1 scission.

10 juillet. — 1 scission. Tous les individus se sont coupés

Les résultats de cette expérience, résumés par les courbes de la figure 15, sont, en ce qui a trait à la série témoin, un peu moins nets que ceux de l'expérience précédente ; l'allure générale est cependant la même.

5. *Planaria vitta*.

J'ai aussi fait quelques expériences sur cette espèce. Je donne ci-dessous le détail de l'une d'elles.

Expérience 36. 1. — 21 juin 1921. — J'alimente des *Pl. vitta* provenant de Montpellier.

22 juin. — Je répartis 12 individus en 2 lots : 6 sont décapités et 6 conservés comme témoins.

24 juin. — *Décapités* : 1 scission.

25 juin. — *Décapités* : 1 scission, et plusieurs positions de scission qui ne s'achèvent pas.

27 juin. — *Décapités* : 1 scission.

28 juin. — *Témoins* : 1 scission.

Décapités : 2 scissions.

30 juin — *Décapités* : 1 scission. Tous les individus se sont coupés.

1^{er} juillet. — Je décapite les témoins.

2 juillet. — 1 scission.

3 juillet. — 1 scission.

5 juillet. — 1 scission.

6 juillet. — 1 scission.

10 juillet. — 1 scission. Tous les individus se sont coupés.

La figure 16 résume cette expérience remarquablement nette.

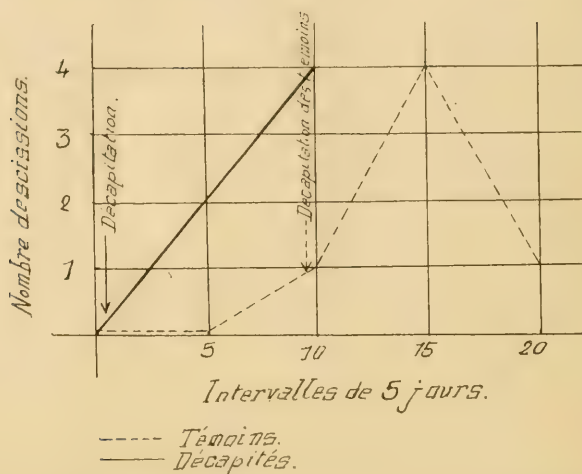


Fig. 16. — Expérience de décapitation sur *Pl. vitta*. Exp. 36. 1.

6. Interprétation de la méthode de décapitation.

Les expériences précédentes montrent donc nettement, et cela, en dépit de quelques irrégularités, que la décapitation détermine une recrudescence de scissions. En affaiblissant le système de commandes de l'animal, on provoque une rupture des corrélations entre les deux régions, antérieure et postérieure, qui entraîne, en général un arrachement entre ces deux parties.

Sommes-nous en droit, après ces expériences, d'affirmer que nous avons découvert les secrets les plus cachés du mécanisme de la scission, et que nous avons atteint l'essence même du processus ? Je ne le crois pas ; et l'on aurait une idée fausse de l'action de la décapitation si l'on s'en tenait aux seules expériences précédentes. En effet, ces expériences ont porté, exclusivement, sur des espèces et des individus susceptibles de se couper dans les conditions ordinaires. Mais si l'on opère sur des espèces ou des individus qui ne se divisent pas normalement, la décapitation est sans aucun effet.

J'ai entrepris, en particulier, plusieurs expériences sur

Pl. gonocephala ; cette espèce se reproduirait, au dire de certains auteurs, par voie asexuée ; d'autre part, elle ressemble beaucoup à *Pl. subtentaculata* qui se multiplie exclusivement par division. Pour toutes ces raisons, *Pl. gonocephala* s'offrait comme un bon sujet d'expérimentation. J'ai d'abord décapité des individus sexués ; je n'ai constaté aucune scission ou ébauche de scission ; ce résultat négatif n'a, d'ailleurs, rien d'étonnant, car nous verrons plus loin que les individus sexués ne se coupent jamais. J'ai ensuite expérimenté sur de jeunes individus dépourvus d'organes copulateurs ⁽¹⁾ ; mais le résultat fut le même que précédemment ; je ne constatai aucune scission.

J'ai décapité également des individus *sexués* de *Pol. cornuta* et de *Pl. alpina* ; dans aucun cas, il n'y a eu de division ; dans les conditions normales, les animaux sexués ne se multiplient jamais par scission.

Mais il y a mieux. Nous verrons plus loin (p. 478) que dans certaines stations renfermant exclusivement des sexués (catégorie 1), les jeunes individus de *Pol. cornuta* et de *Pl. alpina*, sortis récemment de cocons et encore dépourvus d'organes copulateurs, ne se coupent pas. J'ai décapité, à maintes reprises, de tels individus, sans constater par la suite aucune scission. Si, par contre, l'on opère sur des jeunes susceptibles de se couper dans les conditions normales (catégorie 2 ; p. 478), la décapitation provoque une recrudescence de scissions comme dans les expériences relatées au début de ce paragraphe.

En résumé, la décapitation ne détermine la scission que chez des animaux qui sont déjà susceptibles de se couper dans les conditions normales. Elle accélère — comme la température, quoique par une autre voie — la fréquence des divisions ; mais elle n'atteint pas l'essence du processus. La scission n'est pas un mécanisme physiologique, commun à toutes les Planaires, qui serait spontané chez les unes et que l'on pourrait provoquer chez les autres par un artifice expérimental ; c'est une propriété spécifique, héréditaire, propre à certaines espèces ou à certaines catégories d'individus. La décapitation accélère l'allure du processus chez ces individus, mais c'est à cela que se borne son action. Il en est probablement de même de l'action des

(1) *Pl. gonocephala* étant une pondreuse d'été, c'est à cette saison qu'il convient de rechercher les jeunes individus.

facteurs externes sur la plupart des phénomènes physiologiques; ces agents accélèrent, retardent ou même inhibent les processus vitaux, mais la forme de la réaction n'est pas déterminée par le stimulus externe, mais par la constitution particulière de l'individu, par son patrimoine héréditaire, par son génotype.

11. Origine de la reproduction asexuée.

On a fréquemment attribué l'origine de la reproduction asexuée à l'intervention de facteurs externes, en particulier à des changements de température ou à de mauvaises conditions. Les deux Planaires scissipares les mieux connues et les plus répandues en Europe sont *Pl. alpina* et *Pol. cornuta*. Ainsi que je l'ai dit dans le premier chapitre, on a considéré (à tort pour l'une, avec raison pour l'autre) ces deux espèces comme étant des « reliquats glaciaires ». Plusieurs naturalistes ont voulu voir entre ces deux faits, reproduction asexuée et origine glaciaire, une relation de cause à effet : les changements de température survenus depuis l'époque glaciaire seraient responsables de l'apparition de la multiplication scissipare. Cette hypothèse a été surtout développée à propos de *Pl. alpina*; on la trouvera exposée dans les études de THIENEMANN (1906) et de STEINMANN (1906; 1907).

Une opinion légèrement différente est soutenue par CHILD. Pour lui (1913, p. 239), la reproduction asexuée des Planaires (et de tous les organismes, en général) est en rapport avec l'isolement physiologique de certaines parties (voir ce que j'en ai dit, p. 398); cet isolement physiologique est lui-même une conséquence de la diminution des processus métaboliques et le résultat des phénomènes de sénescence. J'étais arrivé, moi-même (1920 *b*), sous l'influence des idées de CHILD, à une opinion analogue; je considérais la scission comme résultant d'un affaiblissement physiologique de l'individu (¹).

Un examen plus approfondi de la question ne me permet plus de conserver cette interprétation. Toutes les théories précédentes prêtent le flanc à de sérieuses critiques :

(1) Au point de vue général, une idée semblable est exprimée par GEDDES et THOMSON (1889, p. 213) : « Alternation of generations is, in fine, a rhythm between a relatively anabolic and katabolic preponderance ».

1) L'étude des organismes faite seulement dans la nature, quand elle ne se complète point par des élevages méthodiques et longuement poursuivis, conduit toujours à attribuer au milieu un rôle prépondérant dans la formation des espèces ou des différents caractères individuels. Mais celui qui a cultivé des organismes avec persévérance et en variant, autant que possible, les conditions environnantes, ne tarde pas à s'apercevoir du rôle accessoire, superficiel des agents externes, et de l'influence fondamentale et primordiale de la constitution héréditaire et spécifique des individus.

Attribuer l'origine de la scissiparité des Planaires à une élévation de température est une idée que suggère l'étude dans la nature, mais qui ne résiste pas aux résultats fournis par les cultures et les expériences. L'élévation de température accélère, comme nous l'avons vu, le rythme de la scission, mais cela seulement chez les individus qui se multiplient asexuellement dans les conditions ordinaires; pas plus que la décapitation, elle ne provoque de division chez les animaux qui ne sont pas susceptibles de se couper normalement. J'ai fait sur *Pl. gonocephala* et sur des jeunes *Pol. cornuta* sortis de cocons, des expériences qui n'ont donné que des résultats négatifs.

D'ailleurs le seul examen du mode de vie des Planaires à reproduction agame ne permet pas d'attribuer au milieu le rôle prépondérant qu'on a voulu lui faire jouer. Toutes les spéculations de ce genre ont été presque exclusivement établies sur *Pl. alpina* et *Pol. cornuta* qui sont, toutes deux, des espèces de ruisseaux froids. Mais, en fait, les Planaires scissipares présentent les habitats les plus variés; *Pl. alpina* est une espèce de hautes montagnes et de pays arctiques; *Pl. subtentaculata* n'existe que dans la région méditerranéenne; *Pl. maculata* se rencontre dans les étangs et les eaux stagnantes; *Pl. velata* est une forme de mares temporaires; *Pl. vitta* est un animal presque cavernicole, habitant les nappes d'eau souterraine; enfin les *Terricoles* ont un mode de vie très spécial. Par contre, *Pl. gonocephala* qui se plaît dans les ruisseaux frais et qui accompagne fréquemment *Pol. cornuta*, ne se reproduit pas par voie asexuée; et deux Planaires japonaises, *Planaria rivida* et *Polycelis karafto* qui vivent dans les ruisseaux froids de montagnes et jouent, dans les îles nippones, le rôle de nos *Pl. alpina* et *Pol. cornuta*

(IJIMA et KABURAKI, 1916) ne se reproduisent pas, semble-t-il, par voie agame.

Cette revue rapide montre que la scissiparité apparaît chez un certain nombre d'espèces, mais tout à fait indépendamment des conditions de milieu et d'habitat.

D'autre part, les mauvaises conditions ne peuvent pas être la cause de la reproduction asexuée; en fait, un milieu défavorable arrête tout mode de reproduction; il n'en détermine aucun. Les animaux scissipares ont besoin, pour se reproduire, de bonnes conditions de vie; s'ils sont placés dans des eaux de mauvaise qualité, ou trop chaudes, peu aérées, en putréfaction, ou contenant des anesthésiques, etc., les sujets deviennent malades et finissent par se décomposer, mais ne se divisent nullement. J'ai tenté autrefois beaucoup d'expériences de ce genre qu'il serait fastidieux d'énumérer ici; je suis toujours arrivé au même résultat négatif. Si l'on a considéré souvent la reproduction asexuée comme le résultat de mauvaises conditions, c'est que l'on a, maintes fois, confondu, comme je l'ai dit plus haut, les processus de scissiparité normaux avec des lacérations d'ordre pathologique.

2) La théorie de CHILB qui voit dans la reproduction scissipare une conséquence de la sénescence, ne résiste pas non plus à un examen consciencieux et impartial des faits. Les individus qui se coupent, comme nous le montrerons à la fin de ce travail (p. 498) sont des animaux jeunes, peu différenciés et qui ne présentent certainement aucune trace de sénilité. Ce sont, au contraire, les individus sexués qui doivent être considérés comme des animaux âgés.

C'est, d'ailleurs, cette erreur qui provoque dans l'œuvre de CHILB des contradictions telles que celles-ci : dans son ouvrage général de 1915 où, fort heureusement pour le lecteur, il a rassemblé et condensé les résultats de ses précédentes études, dispersés dans de nombreux articles, on lit, p. 259 : « It is possible therefore, that agamic reproduction with the accompanying rejuvenescence may occur simply as the result of senescence. The fragmentation of *Planaria velata* is undoubtedly a case of this sort, and it is probable that this relation between senescence and reproduction is very general ». — On n'est pas peu étonné, après cette déclaration, de lire quelques pages plus loin

(p. 460) : « In general, the vegetative forms of agamic reproduction occur in relatively young organisms ». Ainsi, tour à tour suivant les besoins du moment, la reproduction asexuée est un résultat de la sénescence, ou, au contraire, un caractère d'organismes jeunes.

Cette théorie ne s'accorde donc pas avec les faits et ne peut être conservée.

L'hypothèse que j'avais formulée autrefois et qui considère la scissiparité comme le résultat de l'affaiblissement physiologique de l'individu, est aussi une idée théorique qui ne correspond guère à la réalité. Trop souvent, d'ailleurs, les termes vagues de « métabolisme », d'« état physiologique », ne servent qu'à dissimuler notre ignorance, et à masquer la complexité des phénomènes par une explication toute verbale. En fait, les animaux scissipares sont des individus jeunes, peu différenciés, présentant une grande résistance aux agents externes; leur mortalité est très faible; ils manifestent une grande activité et un pouvoir de régénération très étendu. Ils ne peuvent donc pas être assimilés, à aucun point de vue, à des animaux âgés ou affaiblis.

Il est donc impossible, je crois, d'attribuer aux conditions de milieu ou à un certain état physiologique, l'origine de la reproduction asexuée.

Je considère que cette propriété est une *mutation* qui s'est produite chez plusieurs espèces de Planaires; j'entends exprimer par ce terme de mutation qu'il s'agit d'une variation apparue indépendamment du milieu, et affectant les cellules germinales et par suite héréditaire. J'ai discuté la première proposition au début de ce paragraphe; je reviendrai sur la seconde dans le dernier chapitre de ce travail. Cette mutation qui a porté sur le système de corrélations de l'individu, n'est devenue que, très accessoirement, avantageuse pour l'espèce; elle aurait même pu devenir néfaste, si le grand pouvoir de régénération présenté par les Planaires n'avait transformé cette propriété en un mode de multiplication qui peut parfois remplacer complètement la reproduction sexuée ⁽¹⁾.

(¹) Cette question soulève un important problème que je ne peux que signaler rapidement ici. Il existe certainement un rapport entre la fréquence de l'autotomie et la puissance de régénération : les animaux qui s'autotomisent ont, en

Il semble qu'il y ait dans les espèces du genre *Planaria*, une *tendance* ⁽¹⁾ vers ce mode de reproduction.

Nous avons vu, dans un paragraphe précédent que la multiplication agame existait chez de nombreuses espèces de *Planaria*, mais que parmi les Paludicoles, ce mode de reproduction était spécial à ce genre (seule, *Polycelis cornuta* fait exception). La multiplication scissipare paraît d'ailleurs diversement établie suivant les espèces. Chez *Pl. subtentaculata*, *Pl. vitta*, *Pl. velata*, *Pl. dorotocephala*, c'est à peu près le mode exclusif de reproduction. Chez *Pl. alpina*, au contraire, la reproduction par division semble être installée depuis peu; elle ne paraît point exister dans toutes les colonies : c'est ainsi, qu'en Allemagne, aux environs de Bonn, elle semble faire défaut, quoique VOIGT (1892 a; 1894 a) et STOPPENBRINK (1904) aient spécialement porté leur attention sur ce point. Aux environs de Paris, au plateau de Langres, je n'ai pas observé de reproduction

général, un grand pouvoir de régénération. Le fait se vérifie, en particulier, pour les Planaires : toutes les espèces à reproduction scissipare ont un grand pouvoir de régénération; au contraire *Dendrocalum lacteum* et les Planaires marines qui, justement, ne se multiplient pas par division, ont un pouvoir de régénération relativement faible. On a expliqué ce rapport, d'une portée très générale, de deux façons : la fréquence des mutilations — disent les uns (LESSONA, GIARD, BORDAGE) — a développé, augmenté le pouvoir de régénération; pour d'autres, au contraire (MORGAN, 1901 b, p. 146), le pouvoir de régénération a dû préexister à l'autotomie; c'est la condition *sine qua non* pour que l'autotomie n'anéantisse pas définitivement l'espèce; c'est une « préadaptation » indispensable. Je n'ai pas recueilli chez les Planaires, d'arguments qui puissent trancher la question dans un sens ou dans l'autre.

(1) Plusieurs auteurs réprouvent l'emploi du terme de « tendance » en biologie qui implique, selon eux, une idée téléologique ou mystique. Je crois qu'il n'en est rien. L'enseignement profond qui ressort de l'étude soignée de toutes les lignées paléontologiques est justement celui des *séries de formes* (*Formenreihen* de NEUMAYR), séries parallèles qui évoluent, toutes, dans le même sens, et, cela indépendamment des conditions de milieu ou de l'utilité. Si cette *orthogenèse* paraît indéniable, ses causes en sont encore mal connues; elle résulte probablement d'une sorte de vieillissement des lignées. L'*orthogenèse* implique simplement qu'une forme donnée n'évolue pas dans n'importe quel sens, qu'elle ne peut donner qu'un certain nombre de combinaisons définies (ce qui paraît, d'ailleurs, assez probable *a priori*), et que les organismes voisins possédant un même potentiel évolutif, varient suivant des directions parallèles. Tout cela n'a rien de mystérieux ou de mystique et relève de processus, certes très complexes, mais qui ne diffèrent pas fondamentalement des autres phénomènes vitaux. Et l'on ne saurait mieux conclure qu'avec GIARD (1905) : « L'*orthogenèse* n'est qu'une apparence si l'on entend derrière ce mot, faire intervenir un principe directeur agissant suivant un plan préconçu. Elle est l'expression de phénomènes très réels et de *tendances* parfaitement démontrables, si l'on donne à cette dernière appellation le même sens que les chimistes ou les physiciens attachent aux rapports de séquence ou de causalité qu'ils observent dans l'étude des corps bruts ».

scissipare ; tous les individus récoltés étaient sexués. Par contre, dans le Jura, la multiplication agame est très fréquente et c'est le mode de reproduction exclusif dans certaines stations ; il semble en être de même à Rügen (THIENEMANN, 1906).

Ainsi, suivant les différentes espèces, la multiplication scissipare est, soit le mode normal de reproduction, soit, au contraire, une propriété récente qui se manifeste dans certaines colonies et fait défaut dans d'autres.

12. Comparaison avec d'autres modes de reproduction asexuée

Après avoir étudié en eux-mêmes les phénomènes de scissiparité des Planaires triclades paludicoles, il nous faut les comparer avec quelques autres modes de reproduction asexuée ; nous rechercherons si l'on en rencontre l'analogue chez des organismes différents, et nous examinerons si l'on en peut retrouver les états ancestraux et dérivés dans d'autres groupes.

Nous passerons successivement en revue les divers modes de multiplication asexuée, d'abord dans l'ensemble des Turbellariés, puis dans l'ordre des Oligochètes qui offre des faits parallèles à ceux du premier groupe.

Le mode de division le plus primitif qui semble exister chez les Turbellariés est celui des *Terricoles*. Il s'agit là probablement d'une simple autotomie qui n'est devenue reproductrice que grâce au grand pouvoir de régénération de ces animaux. Malheureusement, je n'ai pas eu l'occasion d'étudier ces Planaires par moi-même, et les recherches des naturalistes qui les ont observées sont encore fort incomplètes. Ni LEHNERT (1891, p. 328), ni BERGENDAL (1892, p. 37) qui ont eu pour sujet d'étude *Bipalium kewense*, l'espèce la plus répandue dans les serres d'Europe, n'ont pu observer le processus de scission. Se fait-elle par contraction des muscles circulaires, ou par disparition des corrélations et arrachement consécutif, comme chez les Paludicoles ? On ne sait. Cette division se produit-elle spontanément ou seulement à la suite d'une excitation externe ? Tous les fragments régénèrent-ils de façon parfaite, ou, au contraire, leur mortalité est-elle fort grande ? Toutes choses qui sont discutées et ne sont point complètement résolues.

Il semble donc aventureux, en l'absence de données précises, de considérer, comme l'ont soutenu plusieurs auteurs, la multiplication des Terricoles comme un stade primitif d'où dériveraient les modes de reproduction asexuée des autres Planaires. L'autotomie des Terricoles est, peut-être, toute différente du processus très spécial que nous avons décrit chez les Paludicoles. Des recherches précises sont encore nécessaires pour établir les rapports de ces deux phénomènes.

Chez la majorité des Paludicoles, la scissiparité, comme nous l'avons vu, est un processus mal fixé en certains points : il n'y a aucune modification morphologique préalable (*architomie* de von WAGNER); le plan de division n'est pas rigoureusement déterminé; l'intervalle d'une scission à l'autre est des plus variables; mais il se produit de façon automatique et périodique. Ce n'est pas une simple autotomie, mais un mode normal de reproduction.

Enfin, il existe un groupe de Planaires où la reproduction asexuée prend un caractère très spécial : la division est lente et progressive, et la régénération des deux individus commence avant leur séparation (*paratomie* de von WAGNER). Ce mode de reproduction n'a été signalé jusqu'ici que chez trois espèces *Pl. subtentaculata* de ZACHARIAS (1888) qui est une forme douteuse et ne devra probablement pas être maintenue; *Pl. fissipara* Kennel (1883, 1889) de l'île de la Trinidad, et *Pl. paramensis* Fuhrmann (1914) de la Colombie.

Chez *Pl. fissipara* le plan de division est situé en arrière du pharynx, et la réorganisation du second zoïde (en particulier, la formation du cerveau, du pharynx et l'adaptation des branches intestinales) a lieu avant la séparation des deux individus.

Pl. paramensis offre des particularités remarquables que FUHRMANN (1914, p. 801) résume ainsi : 1) le plan de division transversal se trouve en avant du pharynx; 2) l'animal, avant de se diviser, forme un nouveau pharynx, si bien que les individus en voie de division présentent deux pharynx l'un devant l'autre; 3) la division peut se faire pendant que les organes sexuels sont complètement développés, probablement parce que le plan de division se trouve en avant du pharynx.

Le mode de reproduction de *Pl. paramensis* et surtout celui

de *Pl. fissipara* rappellent de façon remarquable celui des *Rhabdocœles*. Chez ces derniers, comme l'a fort bien montré von WAGNER (1890), il y a primitivement un phénomène de division (ainsi que l'indique la formation d'un septum qui est la première manifestation du processus), puis régénération ultérieure des deux parties ; ce n'est pas un simple bourgeonnement comme on l'avait cru tout d'abord.

On a souvent imaginé que le mode de reproduction des Paludicoles précitées et des Rhabdocœles constituait un stade secondaire plus évolué que celui de la généralité des Paludicoles et en dérivant. Dans ce cas, l'isolement physiologique des parties s'accompagnerait de modifications morphologiques précédant la scission. En vérité, cette hypothèse séduisante ne repose pas sur des faits assez nombreux et bien établis pour pouvoir être acceptée de façon définitive. Nous avons vu précédemment que la scission des Paludicoles et la croissance régulière de zoïdes étaient deux phénomènes certainement différents ; on ne voit pas du tout, à l'heure actuelle, comment il est possible de passer de l'un à l'autre. Il s'agit peut-être de phénomènes ayant une origine commune mais qui ont divergé, de façon précoce, suivant des directions différentes.

Les Oligochètes présentent, comme les Turbellariés, divers modes de multiplication asexuée, depuis la simple autotomie jusqu'à des processus de bourgeonnement fort complexes.

Les *Lumbriculus* (et en particulier le *L. variegatus* d'Europe) se reproduisent habituellement par voie agame. Le fait avait été déjà signalé jadis par BONNET et O. F. MÜLLER ; il a été étudié plus récemment par von BÜLOW (1883 *a*), von WAGNER (1900 ; 1905), C. MÜLLER (1908), MRAZEK (1913). La division de *Lumbriculus* est une simple autotomie suivie de régénération des deux fragments ; c'est un cas typique d'*autotomie reproductrice* (GIARD, 1887 *b*). Cette autotomie est-elle spontanée ou se produit-elle sous l'action d'un excitant externe ? La chose est discutée et paraît d'ailleurs malaisée à élucider. En tous cas, j'ai pu, chez cet animal, provoquer la scission expérimentalement et à coup sûr par l'action de chocs électriques (produits par une bobine de Ruhmkorff). La division est due à une constriction extrêmement forte des muscles circulaires qui provoque la rupture de la paroi du corps ; parfois les deux fragments

restent encore réunis par des bribes du tube digestif que les mouvements de l'animal ne tardent pas à rompre. Parfois, si la secousse n'est pas assez forte, ou si l'animal fatigué ne réagit plus avec la même vigueur, des contractures se produisent en plusieurs points du corps mais ne provoquent pas la rupture; ces contractures subsistent quelques heures puis disparaissent. Les animaux de grande taille peuvent se briser en trois ou quatre morceaux. L'autotomie et les contractures ne semblent pas se produire dans les premiers segments (jusqu'au quinzième segment; environ), ni dans la partie postérieure; elles n'intéressent que la région moyenne du corps. Cette localisation est en rapport avec le peu de développements des muscles circulaires dans les régions antérieure et postérieure (VON BÜLOW, 1883 *b*, p. 72). Ce processus d'autotomie n'a aucun rapport avec la scissiparité des Paludicoles; le choc électrique sur les Planaires ne sert qu'à les faire diffuser; le mécanisme de la scissiparité est tout différent.

Le *Ctenodrilus monostylos* étudié par ZEPPELIN (1883) semble se multiplier d'une façon assez analogue. Il n'y a pas, chez cette espèce, bourgeonnement comme chez *C. pardalis*, mais division et séparation des deux zoïdes antérieurement à toute régénération.

La multiplication des *Naïdids* rappelle beaucoup celle des Rhabdocœles; comme l'a signalé SCHULTZE (1849), puis établi L. DEHORNE (1916), il y a d'abord division marquée par l'apparition d'un plan de scissiparité, puis régénération et bourgeonnement de chaque côté de ce plan.

A-t-on le droit de ranger ces divers modes dans une série de complication croissante allant de *Lumbriculus* aux *Naïdids*? Comme l'a déjà remarqué MORGAN (1901 *b*, p. 148) cette sériation est tout à fait hypothétique et rapproche arbitrairement des phénomènes probablement très différents.

Les Turbellariés et les Oligochètes présentent donc des modes de multiplication agame assez variés, mais comparables dans les deux séries: l'étude approfondie des formes de reproduction fait sentir que la filiation que l'on a voulu établir entre elles reste des plus douteuses; elle montre aussi que la scissiparité des Planaires paludicoles qui est le résultat de la rupture des corrélations entre les deux régions, antérieure et postérieure,

est un processus très spécial dont on ne retrouve pas l'analogue dans les deux groupes étudiés. Le seul phénomène qui paraisse comparable est la *lacération pédale* de certaines *Actinies* ; cette lacération a été décrite bien des fois, en particulier par l'abbé DICQUEMARE (1775), DALYELL (1848), ANDRES (1882), R. SCHODDEYN (1909), LEWIS R. GARY (1911), A. MIGOT (1919). Une partie de la base du pied se fixe au substrat, tandis que le reste de l'animal continue à avancer. Il en résulte un étirement suivi d'arrachement qui détache finalement un petit fragment du pied ; ce fragment régénère une petite Actinie. Ce processus est, en somme, très comparable à la scissiparité des Planaires ; il est seulement plus lent en raison de la plus grande lenteur de mouvements des Actinies. C'est, à ma connaissance, le seul phénomène qui soit rigoureusement comparable à la scission des Planaires.

CHAPITRE III

LA RÉGÉNÉRATION

SOMMAIRE. — 1. Régénération des fragments postérieurs de Planaires. Etude morphologique. — 2. Etude histologique de la régénération et de la dédifférenciation : a) dédifférenciation des glandes génitales ; b) dédifférenciation des organes copulateurs ; c) épigenèse ou préformation.

Les processus de régénération et de dédifférenciation sont intimement liés à de multiples questions traitées au cours de ce travail, et, il est nécessaire d'en examiner tout au moins quelques aspects. La régénération est d'ailleurs un phénomène si intéressant, si profondément instructif pour la compréhension de l'organisme qu'il y est difficile, quand on y touche, de ne pas essayer d'aller plus avant et de chercher à en étudier les diverses modalités.

1. Régénération des fragments postérieurs de Planaires. Etude morphologique.

Les fragments postérieurs de Planaires qu'ils soient produits par division spontanée ou par section expérimentale, réagissent de la même façon. La régénération de tels fragments a déjà été étudiée par de nombreux biologistes, tant au point de vue histologique que morphologique. Je voudrais seulement ici attirer l'attention sur un point spécial : la différence du mode de régénération entre les fragments postérieurs de *Pol. cornuta* et ceux de *Pl. alpina*.

MORGAN (1901 b, p. 23) a distingué deux principaux modes de régénération : dans l'un, la formation de nouveaux organes résulte de la multiplication intense de certaines cellules, en repos à l'état normal : c'est l'*épimorphose* ; dans l'autre, les

anciennes parties se transforment pour redonner un organisme complet, sans qu'il y ait multiplication des éléments : c'est la

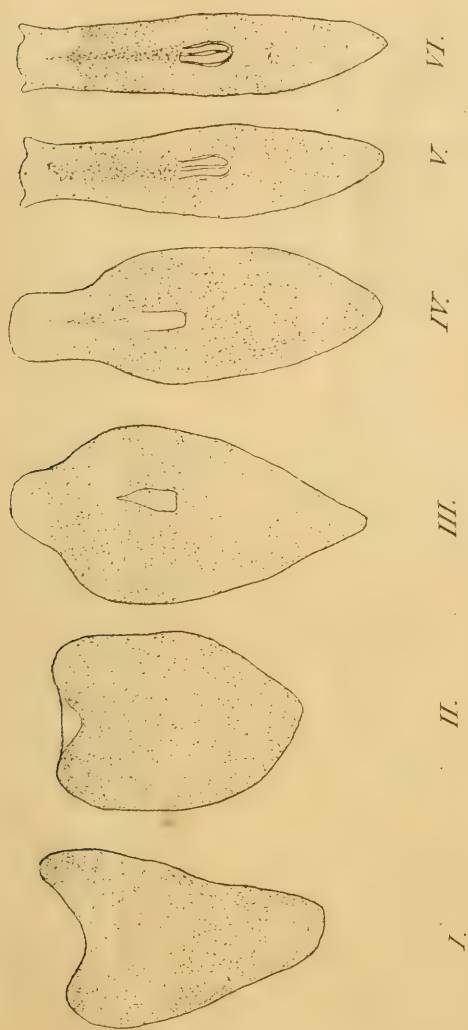


Fig. 17. — Régénération de fragments asexués de *Pol. cornuta*.

- I. Fragment aussitôt après la scission.
- II. Bourgeon blanc de régénération apparaissant à la partie antérieure, (2 jours à 16°).
- III. Apparition de l'ébauche pharyngienne, (6 jours à 16°).
- IV. Début de la morphallaxis. Allongement du fragment. — (8 jours à 16° ; 14 jours à 40°).
- V. Refonte à peu près achevée ; les tentacules et les yeux ont fait leur apparition. (11 jours à 16° ; 18 jours à 40°).
- VI. L'animal a acquis la forme normale, (23 jours à 40°).

morphallaxis. Le mode de régénération varie suivant les espèces : chez *Bipalium kewense* (1), les processus de morphallaxis sont très intenses et assurent à eux seuls la formation du nouvel

(1) Et aussi, de façon typique, chez l'Hydre d'eau douce.

organisme (MORGAN, 1900 a). Chez *Pl. lugubris* (= *Pl. simplicissima* CURTIS = *Pl. foremanii* GIRARD), il y a, au contraire,

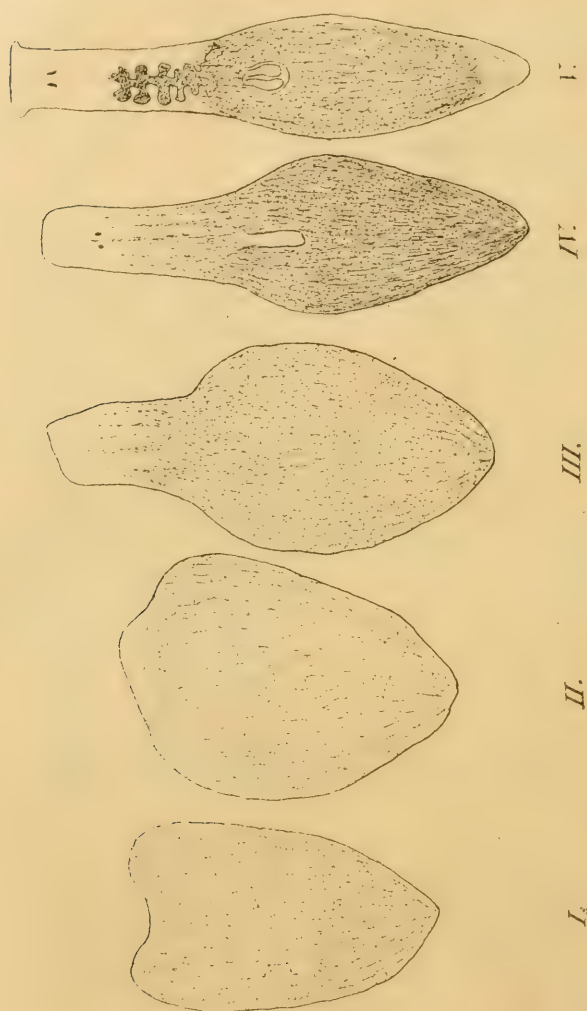


Fig. 18. -- Régénération de fragments asexués de *Pl. alpina*.
I. Fragment aussilot après la scission. — II. Début du bourgeon de régénération (5 jours à 16°). — III. Formation de la région antérieure (10 jours à 16°). — IV. Apparition des yeux. Allongement de la partie antérieure (14 jours à 16°). — V. Tous les organes de l'adulte sont formés, mais la refonte des vieux tissus est encore loin d'être complète, et l'on distingue nettement la région antérieure, claire, peu pigmentée, laissant voir facilement par transparence le tube digestif, et la partie postérieure formée de vieux tissus, très pigmentée et opaque (20 jours à 16°, 30 jours à 10°).

surtout épimorphose (MORGAN, 1901 a); il en est de même chez *Pl. morgani* (STEVENS, 1907). Il existe, de plus, tous les intermédiaires entre ces deux extrêmes.

Or, au point de vue de la régénération, *Pol. cornuta* et *Pl. alpina* appartiennent à deux types différents. Dans les deux

cas, il y a bien, au début, épimorphose et formation d'un bourgeon de régénération ; mais chez *Pol. cornuta*, à partir d'une époque relativement précoce qui varie avec la température (8 jours à 16° ; 14 jours à 10°), des processus de refonte, de remodelage, de morphallaxis, transforment les parties anciennes, et, quelques jours plus tard, le fragment est devenu une petite planaire de forme absolument normale (fig. 17).

Chez *Pl. alpina*, les processus de morphallaxis sont, au contraire, extrêmement réduits ; pendant longtemps l'animal est constitué par deux parties juxtaposées : une partie ancienne, à peine modifiée, et une région antérieure de néoformation (fig. 18). La partie postérieure contient du pigment, alors que la partie régénérée en est dépourvue et ne l'acquiert que très lentement ; les individus produits par voie asexuée sont ainsi bicolores, blancs en avant, noirs en arrière. Cette particularité permet de reconnaître, à première vue, les colonies scissipares ; non seulement elles se distinguent par la petite taille des individus et la présence d'exemplaires tronçonnés, mais encore par l'abondance d'animaux bicolores, noirs et blancs, d'un aspect très caractéristique. Dans les colonies sexuées, les jeunes sortis de cocons sont blancs au début ; ultérieurement le pigment apparaît mais de façon uniforme sur tout le corps, en sorte que ces jeunes individus ne présentent jamais l'aspect bariolé des pièces en régénération.

Cette différence dans le mode de régénération relève directement de la constitution spécifique et héréditaire de chaque forme, et, par suite, il est difficile d'en fournir une explication complète. On peut attribuer, cependant, la diversité des modes de régénération à une plus ou moins grande aptitude des éléments à se différencier. C'est ce qu'indiquent les observations suivantes.

Dans une même espèce, la régénération ne suit pas toujours exactement le même mode ; celui-ci dépend de l'état et de la taille des fragments ; quand le fragment provient d'un animal de grande taille, la refonte des anciennes parties est beaucoup plus lente ; chez *Pol. cornuta*, la régénération de ces gros morceaux tend à suivre le type *alpina*.

Mais ce changement est particulièrement frappant dans la régénération de parties très différenciées, telles que les régions

postérieures de Planaires sexuées; ces parties contiennent en effet, l'ensemble de l'appareil copulateur et ses annexes (¹).

MORGAN (1900 b), STEVENS (1901), THACHER (1902) avaient déjà remarqué que dans de tels fragments, la présence des organes copulateurs retarde la formation des nouveaux organes, et que l'ébauche du pharynx apparaît beaucoup plus tard que dans

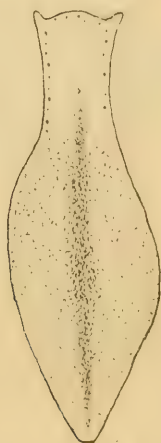


Fig. 19. — Fragment postérieur de *Pol. cornuta* sexuée (n° 384), 28 jours après l'opération. « Régénération » presque achevée, mais « morphallaxis » très incomplète. On notera le contraste entre la partie antérieure de néoformation, sans pigment, et la partie postérieure pigmentée, peu modifiée. A comparer avec les figures précédentes relatives à la régénération de fragments asexués de *Pl. alpina*.

les pièces asexuées; BARDEEN (1902) avait aussi noté que le nouveau pharynx se formait plus en avant que dans les fragments agames. J'ai observé chez *Pol. cornuta* les mêmes particularités; mais il est surtout remarquable de constater que le mode de régénération n'est pas identique à celui des fragments asexués. Dans ces pièces extrêmement différenciées, la refonte des anciens tissus, et tout particulièrement, la disparition des parties hautement spécialisées de l'appareil copulateur ne se fait qu'avec une grande lenteur; et, longtemps, la partie ancienne conserve sa forme primitive tandis que la région anté-

(¹) Ces fragments sont obtenus par sections artificielles, car les individus sexués ne se divisent pas de façon normale.

rière de néoformation est déjà entièrement constituée. La figure 19 qui représente un fragment postérieur sexué de *Pol. cornuta*, 28 jours après la section, rappelle tout à fait la fig. 18V, relative à la régénération d'un fragment asexué de *Pl. alpina*. Un retard dans la dédifférenciation des anciens éléments causé par la présence d'organes remarquablement compliqués, a modifié le mode de régénération habituel de *Pol. cornuta* et l'a rapproché du type *alpina*. Le mode de régénération paraît donc lié, dans une espèce donnée à l'état de différenciation de l'organisme, et dans un groupe d'espèces à l'aptitude plus ou moins grande que possède chaque forme à se dédifférencier.

2. Etude histologique de la régénération et de la dédifférenciation

Mon intention n'est pas d'entrer dans l'étude détaillée des processus histologiques de la régénération chez les Planaires ; ils ont déjà fait l'objet de recherches fort nombreuses et approfondies. Je ne considérerai ici qu'un côté spécial de la question.

Les histologistes se sont attachés presque exclusivement à l'étude de la formation et de la différenciation des organes ; ils ont établi que les nouveaux tissus s'édifient presque complètement à partir de cellules que l'on appelle « cellules de régénération » (*Regenerationzellen* des auteurs allemands), nom d'ailleurs peut-être inutile, car ces « cellules de régénération » paraissent identiques aux cellules libres du parenchyme. On a pu suivre à partir de ces cellules la formation détaillée de chaque organe.

Ces éléments dérivent de cellules indifférenciées du parenchyme, les « cellules souches » (*Stammzellen* de KELLER) qui se divisent activement après la blessure ; ces cellules souches sont des cellules de réserve qui dérivent directement des cellules embryonnaires (KELLER, 1894 ; CURTIS, 1902 ; PRENANT, 1922). Mais il est probable que nombre de « cellules de régénération » proviennent aussi de cellules dédifférenciées ayant fait précédemment partie intégrante de divers organes.

Et ce sont justement ces processus de dédifférenciation qui seront le sujet des paragraphes suivants. Ces phénomènes

n'ont pas seulement un grand intérêt pour l'étude spéciale que je poursuis, mais ils ont encore une portée très générale : ils permettent d'aborder le problème de l'organisation intime de l'être vivant et d'apporter des faits nouveaux dans la discussion des questions si controversées de la préformation et de l'épigenèse; enfin, ainsi que nous le verrons dans le dernier paragraphe de ce travail, ce sont les processus de différenciation et de réduction qui sont à la base d'une des théories les plus modernes et les plus séduisantes du vieillissement et du rajeunissement.

Les phénomènes de dédifférenciation ont été déjà étudiés chez les Planaires par E. SCHULTZ (1904) ; en affamant des individus adultes, il a pu suivre la réduction de l'appareil copulateur, son retour à l'état embryonnaire et enfin sa disparition totale. Paul LANG (1912) a observé également, dans ses minutieuses études sur la régénération, la dédifférenciation de divers éléments : vitellogène, cellules glandulaires, etc.

La dédifférenciation semble jouer un rôle très important chez les Planaires. Mais l'interprétation de ces processus est toujours difficile et exige une extrême prudence. J'en ai étudié quelques cas en sectionnant de diverses façons des Planaires entièrement sexuées ; ces animaux hautement différenciés se prêtent mieux que les individus jeunes à l'étude des processus de réduction.

Il ne faudrait cependant pas croire que tous les organes et tous les tissus fussent capables de dédifférenciation ; un certain nombre d'éléments dégénèrent purement et simplement. Il est bon de noter, à ce propos, que les processus de *phagocytose* sont extrêmement réduits chez les Planaires ; c'est l'opinion de STOPPENBRINK (1905), de STEINMANN (1908), de BERNINGER (1911), de PRENANT (1922) que je ne peux que confirmer ; seul LLOYD (1914) signale des processus de phagocytose chez *Gunda ulvæ*, mais ni sa description ni ses figures n'entraînent la conviction.

a). *Dédifférenciation des glandes génitales*

1) *Vitellogène*. — P. LANG (1912) décrit une dédifférenciation du vitellogène. Je n'ai pas observé ce processus, mais avec

STEVENS (1901) et STEINMANN (1908) j'ai constaté que, lors de la réduction, le vitellogène devient granuleux, se charge de masses arrondies se colorant fortement par l'hématoxyline et se fragmente en masses plus ou moins irrégulières qui, finalement, sont absorbées par les cellules intestinales.

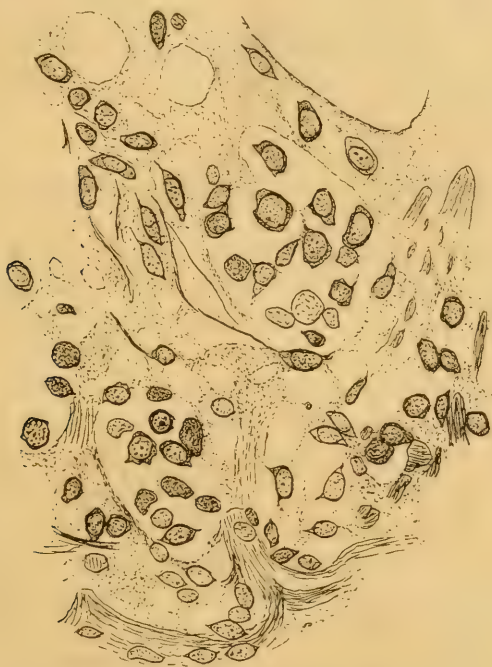


Fig. 20. — Testicules en train de se disloquer et de se dédifférencier (n° 497), 4 semaines après l'opération.

II) *Testicules*. — STEINMANN (1908, p. 535) décrit une dégénérescence des testicules, au cours des processus de régénération. Dans mes préparations, les phénomènes de dégénérescence sont, au contraire, limités et n'atteignent que les éléments en voie de croissance. Les spermatozoïdes mûrs résistent très longtemps, et, on les retrouve, formant des masses compactes dans le parenchyme, alors que les testicules ou les canaux déférents qui les contenaient ont disparu depuis longtemps (fig. 22-8). Quant aux spermatogonies, elles subsistent; elles se rassemblent d'abord en masses pleines, analogues aux testi-

cules en formation ; puis ces masses se disloquent (ce qui survient à une époque variable suivant l'état de maturité des glandes génitales, l'intensité des phénomènes de réduction, la température, etc. ; en général, 2 à 4 semaines après la section), et les spermatogonies revenues à l'état de cellules indifférentes se dispersent dans le parenchyme (fig. 20) où elles deviendront probablement aptes à édifier de nouveaux organes.

III) *Ovaires*. — Je n'ai pas recueilli assez de documents sur les transformations de ces organes pour en tracer une histoire complète.

b). *Dédifférenciation des organes copulateurs*

La dédifférenciation des organes copulateurs est particulièrement intéressante ; elle permet, en effet, de constater avec la plus grande netteté et plus aisément que dans la réduction des gonades, l'évolution d'appareils hautement différenciés, leur retour à l'état embryonnaire et leur transformation ultérieure en des organes tout différents.

E. SCHULTZ est le seul biologiste qui semble avoir clairement observé et compris les processus de dédifférenciation de l'appareil copulateur ; dans ses remarquables études (1904) sur les transformations régressives des Planaires à la suite de privation de nourriture, il a pu suivre les phases successives de la dédifférenciation de l'appareil copulateur ; pour lui, la dédifférenciation suit exactement l'ordre inverse de la différenciation telle qu'il l'avait étudiée précédemment dans les processus de régénération (1902). C'est là réduire des phénomènes très complexes à une vue un peu trop schématique ; il est, en réalité, toujours facile de distinguer les stades de régression (fig. 21, 22, 23) de ceux de développement (fig. 25 à 33). Mais, dans son travail, SCHULTZ ne dit rien du sort des cellules dédifférenciées qui résultent de la pulvérisation de l'appareil copulateur. La destinée de ces cellules est d'ailleurs difficile à préciser chez les animaux affamés ; elle est beaucoup plus aisée à suivre dans les fragments de régénération. D.-J. LLOYD (1914) a constaté que, chez *Gunda ulva*, les processus de réduction et de régénération sont étroitement liés l'un à l'autre et varient proportionnellement. Il a aussi noté que les « cellules de régénération » des-

tinées à former les nouveaux organes proviennent plutôt de la migration de cellules différenciées que de divisions de cellules de réserve.

J'ai fait une étude de ces processus de réduction chez *Pol. cornuta*. Les principaux résultats en ont été consignés dans une note préliminaire (VANDEL, 1921 *c*). Le mode opératoire est des plus simples : je sectionne des individus sexués en arrière de la bouche et en avant de l'appareil copulateur ; puis, je fixe les parties postérieures au bout de 1, 2, 3, 4 semaines. La durée du temps de régénération ne fournit, d'ailleurs, pas une échelle rigoureuse de l'évolution du processus ; les différents stades se rencontrent à des époques variables qui dépendent de l'état de développement initial de l'organe copulateur, de la taille de l'animal, de la température, etc. C'est, généralement, entre 18 et 28 jours après la section que l'on observe les images les plus instructives.

Nous allons étudier successivement la disparition des anciens organes et la formation des nouveaux.

a) *Disparition des anciens organes.* — Les anciens organes disparaissent de diverses manières : les uns dégèrent et sont absorbés par l'intestin ; d'autres se différencient.

La différenciation est le processus qui, à l'inverse de la différenciation, ramène des cellules hautement spécialisées à un état simple, embryonnaire. Ces processus s'observent facilement sur les cellules épithéliales et musculaires qui forment la plus grande partie des organes copulateurs et musculo-glandulaires. Les premières se transforment en cellules fusiformes généralement bipolaires, à gros noyau et à protoplasme réduit mais très colorable, semblables aux « cellules de régénération », décrites par les auteurs. Quant aux éléments musculaires, on sait depuis les recherches de BLOCHMANN, de BETTENDORF, de JANDER, de BOEHMIG, etc., qu'ils sont formés de deux constituants bien distincts : d'une part, de fibres musculaires, d'autre part de « myoblastes » contenant le noyau, ces deux parties n'étant réunies que par quelques prolongements protoplasmiques. Dans les préparations en question, les fibres musculaires qui se coloraient primitivement de façon intense par l'hématoxyline, s'altèrent et deviennent franchement éosino-

philes ⁽¹⁾ ; puis elles forment des masses amorphes et finissent par disparaître ; quant aux myoblastes, ils se transforment,

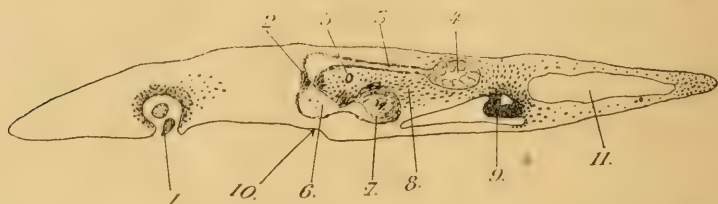


Fig. 21. — No 580. Fragment postérieur sexué de *Pol. cornuta*, 20 jours après la section. Début de la dégénérescence de l'appareil copulateur. — 1. Poche avec les deux papilles musculo glandulaires encore presque normales. — 2. Renflement musculaire de la base du canal utérin. — 3. Canal utérin, encore bordé de cellules. — 4. Utérus. — 5. Oviducte. — 6. *Atrium genitale commune*, en voie de disparition. — 7. Pénis complètement désorganisé. — 8. Cellules migratrices allant de l'appareil copulateur au pharynx. — 9. Pharynx en formation. — 10. Emplacement de l'orifice génital. — 11. Tube digestif.

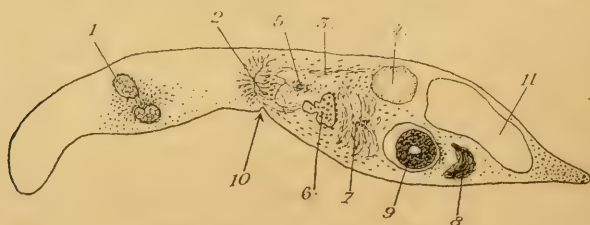


Fig. 22. — No 494. Fragment postérieur sexué de *Pol. cornuta*, 25 jours après la section. — 1. Organes musculo-glandulaires se vidant de leurs cellules. La cavité de la poche a presque complètement disparu à ce stade. — 2. Renflement du canal utérin, dont il ne reste plus que la trame estompée. — 3. Emplacement du canal utérin qui n'est plus marqué que par quelques fibres musculaires dégénérées, les cellules ayant disparu. — 4. Utérus en dégénérescence. — 5. Oviducte. — 6. *Atrium génital* en voie de disparition. — 7. Emplacement du pénis ; il ne reste plus que quelques fibres musculaires dégénérées. — 8. Masse de spermatozoïdes primitivement contenue dans les vésicules séminales, maintenant à même dans le parenchyme. — 9. Pharynx en coupe transversale. — 10. Emplacement de l'orifice génital. — 11. Tube digestif.

comme les cellules épithéliales, en « cellules de régénération ».

(¹) CH. PEREZ a observé des faits analogues dans la métamorphose des Muscides (1910).

Les causes de la dédifférenciation de ces organes ayant perdu leurs corrélations ordinaires sont encore fort mal connues ; on pourrait peut-être comparer cette dédifférenciation aux phénomènes de retour à l'état embryonnaire qui se manifestent dans les tissus cultivés en dehors de l'organisme (CHAMPY) ⁽¹⁾.

β) *Développement des nouveaux organes.* — Dans le développement des nouveaux organes, et, en particulier, dans celui du pharynx qui se forme juste en avant de l'appareil



Fig. 23. — N° 437. Fragment postérieur sexué de *Pol. cornuta*, 26 jours après la section. Processus de dégénérescence très avancés. — 1. Organes musculo-glandulaires, en voie de disparition, mais encore reconnaissables. — 2. Appareil copulateur formé d'une trame de fibres musculaires dégénérées, dans laquelle il n'est plus guère possible de distinguer les différentes parties. — 3. Bouche. — 4. Pharynx complètement formé. — 5. Tube digestif. — 6. Cerveau.

copulateur, on est frappé de la rareté des caryocinèses ; dans les préparations de régénération de fragments asexués, les mitoses sont, au contraire, relativement fréquentes. STEVENS (1907) a déjà noté que, chez les espèces où la « dédifférenciation » est très accentuée, les mitoses sont beaucoup moins nombreuses que chez celles où prédomine la « régénération » (ou épimorphose).

Par contre, on remarque, dans les préparations, des amas de cellules disposées en files et qui émigrent vers la région antérieure. Sur des coupes, on ne peut assister à la migration effective de ces cellules, mais on peut s'en rendre compte du fait qu'elles sont toutes nettement orientées vers les régions de néoformation. La migration des cellules libres du parenchyme a, d'ailleurs, été déjà signalée par de nombreux auteurs :

⁽¹⁾ La dédifférenciation des testicules étudiée récemment par CHAMPY (1920) rappelle singulièrement la réduction des mêmes organes, chez les Planaires, lors de la régénération.

THACHER (1902), STEVENS (1901, 1907), P. LANG (1912), LLOYD (1914), PRENANT (1922).

Les nouvelles parties s'édifient principalement, non à partir de cellules embryonnaires du parenchyme, mais aux dépens de cellules différenciées de l'appareil copulateur. Le pharynx en formation aspire, en quelque sorte, les cellules des organes voisins; les organes copulateurs sont ainsi progressivement vidés de tous leurs éléments cellulaires; il ne reste plus sur leur emplacement qu'un canevas formé par des fibres musculaires, mais dépourvu de noyaux; puis cette trame elle-même s'estompe et finit par s'évanouir. Les organes situés le plus près de la région de formation du pharynx sont les premiers à disparaître; c'est ainsi que le pénis, organe de taille cependant considérable, n'est plus qu'un rudiment amorphe, alors que les organes musculo-glandulaires, situés à la partie postérieure du corps, sont encore presque intacts (fig. 21); puis le canal utérin s'efface (fig. 21 et 22). Enfin, plus tard, les organes musculo-glandulaires disparaissent à leur tour (fig. 23).

Les figures 21, 22 et 23 permettent de se rendre compte de la disparition progressive des organes qui procède, comme je l'ai dit, d'avant en arrière.

c) *Epigénèse ou préformation.*

De l'étude précédente se dégage donc avec netteté le fait suivant: les mêmes cellules qui ont servi à former l'appareil copulateur peuvent, après un retour momentané à l'état embryonnaire, donner naissance à un pharynx ⁽¹⁾. Ces cellules ne sont donc pas prédestinées par leur nature même à former un organe déterminé; il semble que, chez les Planaires tout au moins, ce sont bien plutôt les rapports des cellules entre elles que la structure de chaque cellule en particulier qui déterminent leur évolution; les cellules constituent un matériel plastique, apte à former les productions les plus variées; cette totipotence des éléments va de pair avec le grand pouvoir de

(1) Il est à remarquer que pharynx et appareil copulateur ont une constitution analogue, et, sont, tous deux, principalement formés de cellules épithéliales et musculaires.

régénération de ces animaux. Et l'on peut répéter, avec CHILD (1915, p. 58) : « As the sand-bar formed in the stream under certain conditions may under others be removed and its place taken by a deep channel, and again the channel may give place to a mud flat or a beach, so the original morphological differentiation of the all may disappear and give place to other kinds of differentiation as the physiological conditions change. »

Ces observations touchent directement à l'un des plus graves problèmes que pose la constitution de l'organisme. Sans entrer dans la discussion détaillée de cette question, d'ailleurs fort complexe, rappelons seulement que les processus de la différenciation cellulaire, de même que ceux du développement ontogénique auxquels ils font suite, ont été interprétés de deux façons différentes : les uns admettent que l'ontogenèse n'est que le déroulement d'un plan qui existe déjà plus ou moins tracé dans l'œuf, et la destinée de chaque blastomère, et de chaque cellule en particulier, est irrévocablement déterminée : c'est là l'idée maîtresse des théories corpusculaires de NÆGELI, de DE VRIES, de WEISMANN, etc. D'autres, au contraire (DRIESCH, O. HERTWIG, LOEB, CHILD, etc.) considèrent le développement comme étant une épigenèse, c'est-à-dire la production d'une structure diversifiée (*Mannichfaltigkeit* des auteurs allemands) à partir d'un tout primitivement homogène : les cellules se différencient, non en raison de leur constitution initiale, mais suivant leur emplacement et les rapports réciproques qui s'établissent entre elles.

Les faits de régénération sont une des preuves les plus fortes en faveur du second groupe de théories, et les observations que j'ai rapportées plus haut en sont un nouvel exemple particulièrement net. Les Planaires (et surtout les formes où prédomine la *morphallaxis*) constituent un « système harmonique équipotentiel » au sens de DRIESCH, et chaque partie isolée peut redonner un tout complet, mais de plus petites dimensions ⁽¹⁾.

(1) Nous n'avons considéré ici que le côté purement histologique de la question, et n'avons envisagé que l'évolution et les transformations successives des cellules. Mais le problème des régulations organiques soulève bien d'autres questions qui sont loin d'être résolues. C'est en se basant sur les processus de régulation (soit dans la régénération, soit dans l'ovotomie) que DRIESCH a établi son

Cet exemple montre que les théories de la préformation sont trop rigoureuses et absolues et ne sauraient s'appliquer à tous les cas ; il serait, par contre, tout aussi fâcheux de généraliser les résultats obtenus sur les Planaires ; il est toujours dangereux d'étendre une conclusion tirée de l'étude d'un seul groupe à l'ensemble des êtres vivants ; des cas de prédétermination et de spécificité cellulaire très étroite existent de façon indéniable ; là, comme en bien d'autres questions de biologie, il semble difficile d'établir une loi absolument générale ; il n'est guère possible que de préciser les limites extrêmes d'une série qui comprend tous les intermédiaires. C'est là d'ailleurs également l'opinion de plusieurs biologistes de grande valeur qui ont examiné de façon approfondie les divers aspects de la question ; je citerai, en particulier, DELAGE (1903, p. 335) et BRACHET (1917, pp. 308-309).

idée du « système harmonique équipotentiel » considérée par lui comme une des preuves du vitalisme. Sans suivre l'auteur sur ce terrain, nous devons reconnaître que les phénomènes si curieux de refonte, de remodelage, de morphallaxis n'ont encore reçu aucune explication suffisante. Les actions osmotiques mises en évidence par LÖEB, STEINMANN, LLOYD, sont les moyens mais non les causes du phénomène.

CHAPITRE IV

La reproduction sexuée

SOMMAIRE. — I. Phénomènes de reproduction. 1. Accouplement 2. Cocons. 3. Epoque de ponte. 4. Développement. — II. La Régénération des glandes génitales. 1. Historique. 2. Expériences. 3. Question du soma et du germe. 4. Le développement des gonades dans l'ontogenèse et la régénération. 5. Genèse de l'état asexué. 6. Action des facteurs externes sur le développement des gonades. — III. Le déterminisme du développement des organes copulateurs. 1. Introduction. 2. Evolution des glandes génitales. 3. Le développement des organes copulateurs. 4. Premières expériences de régénération. 5. Expériences de castration. 6. Quelles sont les glandes qui interviennent ? 7. Rapport entre le nombre et l'état des testicules et le développement des organes copulateurs. 8. Quel est le mode d'action des testicules ? 9. Conclusions.

Un précédent chapitre a traité de la multiplication agame des Planaires ; celui-ci a pour objet les phénomènes de la reproduction sexuée. Ce chapitre se divise en trois parties : un premier paragraphe est consacré à l'examen de quelques processus de reproduction : formation des cocons, époques de ponte, etc. ; un second traite du développement et de la régénération des éléments germinaux ; enfin la troisième partie a pour objet l'étude des rapports qui existent entre les gonades et l'appareil copulateur.

I. Phénomènes de reproduction

1. Accouplement

L'accouplement des Planaires a été observé depuis longtemps : VON BAER (1827) et DUGÈS (1828) le décrivaient déjà dans leurs travaux. Il a été récemment bien étudié par BURR (1912).

J'ai observé plusieurs fois l'accouplement de *Pl. alpina*; mes observations sont conformes à la description qu'en donne KENNEL (1889, p. 462). Les deux individus sont placés ventre à ventre, l'un sur le dos, l'autre sur le ventre, et les têtes dirigées en sens inverses; l'accouplement est réciproque.

Je n'ai, par contre, jamais observé l'accouplement de *Pol. cornuta* qui n'a, d'ailleurs, été décrit par aucun naturaliste. J'ai obtenu de nombreux cocons en aquariums et j'ai observé, dans la nature, des milliers d'individus de cette espèce, sans jamais assister à une copulation; j'aurais cependant été heureux d'étudier ce processus, n'eût été que pour observer le rôle, dans l'accouplement, des organes musculo-glandulaires dont la fonction est encore totalement inconnue. Il est possible qu'il y ait *autofécondation* chez cette espèce. L'autofécondation a été signalée chez plusieurs Turbellariés: chez des Mari-coles [*Procerodes lobata* et *Pr. dohrni*, d'après WILHELM (1909, p. 105)], et chez divers Rhabdocèles (SEKERA, 1906 b). J'ai tenté, sur *Pol. cornuta*, des expériences qui n'ont pas donné de résultats: des jeunes ont été isolés dès la sortie du cocon, et cultivés dans des cristallisoirs séparés (de manière à éliminer toute possibilité de fécondation prématurée); ces animaux sont devenus sexués, mais n'ont jamais donné de cocons, quoiqu'ils aient été gardés pendant une année entière. Il faut ajouter que, réunis ultérieurement ensemble, ils sont demeurés également stériles. Cette expérience négative ne fournit donc aucune preuve certaine pour ou contre l'existence de l'autofécondation chez cette espèce.

2. Cocons

Le lieu et le mode de formation du cocon ont fait l'objet de nombreuses discussions. Parmi les auteurs qui ont récemment étudié la question, les uns comme BERR (1912) admettent que chez *toutes les espèces*, le cocon se forme dans l'atrium génital, et que l'utérus n'est, en réalité, qu'une *Bursa copulatrix*; pour d'autres, au contraire (TOEDTMANN, 1913), le lieu où se forme le cocon varie suivant les espèces: chez *Dendrocaelum lacteum*, le cocon se constituerait exclusivement dans l'atrium génital, tandis que chez les *Planaria* et les

Polycelis, la formation du cocon débiterait dans l'utérus et s'achèverait dans l'atrium génital.

Je n'ai pas repris l'étude détaillée de cette question, dans l'ensemble des Paludicoles. Je mentionnerai simplement que chez les individus gravides de *Pol. cornuta* que j'ai étudiés sur coupes, le cocon était toujours situé dans l'atrium génital (fig. 24) ce qui confirme l'opinion de BURR.

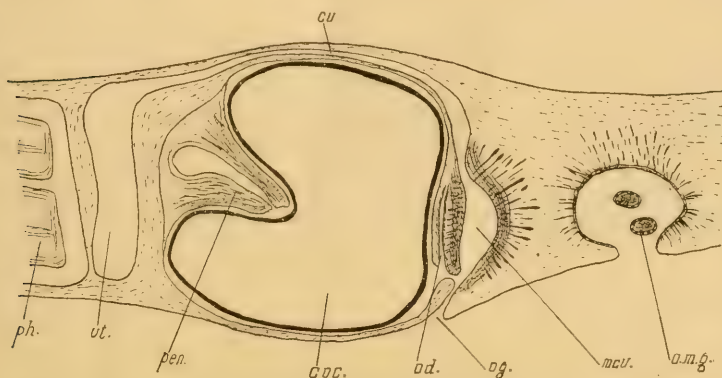


Fig. 24. — *Pol. cornuta*. Individu gravide (n° 396). *Coc.*, cocon; *od.*, oviducte. — *o. g.*, orifice génital. — *o. m. g.*, organe musculo-glandulaire. — *m. c. u.*, renflement musculaire du canal utérin. — *pen.*, pénis. — *ph.*, pharynx. — *ut.*, utérus.

O. SCHMIDT (1860, p. 33) avait déjà observé les cocons de *Pol. cornuta*, mais il se contente d'en faire mention; ils ressemblent, dit-il, à ceux des autres Planaires. VOIGT (1900) décrit à nouveau les cocons de cette espèce; il rapporte qu'ils sont libres dans la vase et non collés au substratum. Cette erreur a été depuis répétée par tous les auteurs qui ont omis de vérifier le fait par eux-mêmes: BÖHMIG (1909), STEINMANN (1911), BURR (1912). En réalité, ainsi que j'ai pu l'observer maintes fois, soit dans la nature, soit dans mes cultures, le cocon de *Pol. cornuta* est fixé au substratum par une goutte de sécrétion, comme chez les autres Planaires. La plupart des cocons pondus en aquarium étaient collés contre la paroi verticale du vase; il n'y a donc aucun doute à ce sujet. Ces cocons sont ellipsoïdaux et ressemblent beaucoup à ceux de *Pol. nigra*; ils mesurent 1 mm. 5 à 2 millimètres suivant leur grand axe. La couleur de

la coque (et le fait est d'ailleurs général chez les Triclades) varie profondément au moment de la ponte. Le cocon qui vient d'être pondû ainsi que celui qui est encore contenu dans le corps de la mère, est d'un blanc de lait. Environ douze heures après la ponte, il prend une belle teinte rouge orange ; au bout de quelques jours la teinte fonce, passe au brun-acajou et devient finalement noirâtre. Le cocon de *Pol. cornuta* contient de 1 à 25 œufs ; l'éclosion a lieu 5 à 10 semaines après la ponte.

J'ai également eu l'occasion d'observer plusieurs fois le cocon de *Pl. alpina*. Il est fixé au substrat, et, non libre, comme le prétend VOIGT (1892) ; ce cocon est brun ou acajou ; il est à peu près sphérique et mesure 2 millimètres de diamètre ; il renferme de 7 à 40 œufs ; l'éclosion a lieu 10 semaines environ après la ponte ; VOIGT (1892) indique de 8 à 14 semaines.

3. *Epoques de ponte*

La ponte a-t-elle lieu toute l'année ou ne se produit-elle qu'à certaines époques déterminées ? C'est une question qui a été fort discutée, surtout à propos des « reliquats glaciaires ». Elle comprend, je crois, deux problèmes distincts ; il y a lieu d'étudier, séparément, la périodicité de la ponte d'abord dans l'espèce en général, puis dans l'individu en particulier.

a) *Cycle de reproduction de l'espèce.* — VOIGT, dans son premier travail sur *Pl. alpina* (1892) admettait que la ponte n'est liée à aucune saison déterminée. Mais, dans ses études ultérieures, il prétend au contraire, que la ponte n'a lieu qu'en hiver et au printemps (1894 b, p. 170 ; 1901 b, p. 224) ; le fait que l'animal dépose ses cocons exclusivement en hiver serait un caractère de « reliquat glaciaire ». Pour *Pol. cornuta*, VOIGT (1900) admet que la reproduction sexuelle cesse pendant l'été.

Mes observations conduisent à des conclusions toutes différentes ; en fait, les deux Planaires se reproduisent toute l'année, ce qui paraît d'ailleurs assez probable *a priori*, si l'on se rappelle que ces espèces vivent dans des sources ou ruisseaux dont

la température est relativement très constante dans tout le cours de l'année.

Le tableau V donne le résumé de mes observations sur *Pl. alpina*.

Tableau V. — *Planaria alpina*.

Stations	Dates	Accouplements	Cocons
Source de la Ferme de l'Etang près Pontarlier (Doubs).	11 août 1919	communs	communs
id.	13 août 1919		communs
id.	4 avril 1920		
Source près Ste-Colombe (Doubs).	24 août 1919	1 accouplement	1 cocon
id.	5 avril 1920		1 cocon
id.	20 août 1920		8 cocons
Source p. Granges-Narboz (Doubs).	13. sept. 1920	1 accouplement	2 cocons
Source près Malbuisson (Doubs).	16 août 1920	1 accouplement	
Source de Boujeons (Doubs).	8 sept. 1920		2 cocons
Source près du Brassus (Suisse).	30 août 1920	1 accouplement	
Source p. de Poiseul (Hte-Marne).	20 sept. 1921	2 accouplements	

Ces observations se rapportent presque exclusivement aux mois d'été, les seuls où j'ai eu l'occasion d'observer *Pl. alpina* dans le Jura. En tous cas, elles indiquent nettement que cette forme ne cesse pas de pondre et de se reproduire sexuellement pendant l'été; c'est d'ailleurs, ce qu'avaient déjà indiqué CHICHKOFF et ZSCHOKKE.

Le tableau VI est relatif à *Pol. cornuta*.

Il montre que *Pol. cornuta* peut se reproduire sexuellement dans tous les mois de l'année. Sur le tableau, il semble que le nombre des cocons soit plus abondant, l'hiver, aux environs de Paris, et l'été, dans le Jura; cette différence ne correspond à aucune diversité réelle; elle tient simplement à ce que mes recherches n'ont pas été poursuivies à la même époque dans les deux régions. La ponte de *Pol. cornuta* n'est certainement pas liée à la saison froide: les exemplaires que j'ai observés le 9 juillet 1921 dans la forêt de Perseigne (Sarthe) étaient parfaitement sexués et pondaient des cocons, alors que la température de l'eau du ruisseau était relativement élevée (15°).

β) *Cycle de reproduction de l'espèce*. — La maturation des gonades se produit, chez les Planaires, à intervalles réguliers,

Tableau VI. — *Polycelis cornuta*.

Stations	Dates	Cocons
Aquarium	5 fév. 1919	1 cocon
»	5 mars 1919	»
»	7 mars 1919	»
»	16 mai 1919	»
»	6 juin 1919	»
»	21 nov. 1919	»
»	5 fév. 1920	»
»	11 fév. 1920	»
»	26 oct. 1920	»
»	15 nov. 1920	»
»	20 nov. 1920	»
»	26 nov. 1920	»
»	29 nov. 1920	»
»	2 déc. 1920	»
»	3 déc. 1920	»
»	9 déc. 1920	»
»	13 déc. 1920	»
»	3 janv. 1921	»
»	4 janv. 1921	»
»	11 oct. 1921	»
<i>Environs de Paris.</i>		
Chaville	4 fév. 1919	»
»	17 fév. 1920	»
»	25 janv. 1921	»
»	7 fév. 1921	»
Saint-Rémy-lès-Chevreuse	2 mars 1919	»
»	30 mars 1920	5 cocons
»	17 avril 1920	3 —
»	15 mars 1921	1 —
<i>Normandie.</i>		
Forêt de Perseigne (Sarthe)	9 juil. 1921	1 —
<i>Jura.</i>		
Fontaine Baudry (Doubs)	10 août 1920	1 —
Granges-Narboz (Doubs)	12 sept. 1920	2 —
Longeville (Doubs)	8 oct. 1920	1 —

suivant un cycle périodique. Ce cycle a été signalé par von GRAFF chez les Planaires terrestres (1899, p. 148), mais il a été

surtout bien mis en évidence par CHICHKOFF (1892) chez *Planaria alpina*, et par STOPPENBRINK (1904, 1905) chez *Dendrocoelum lacteum*, *Planaria alpina*, *Pl. gonocephala* et *Polycelis cornuta*. CURTIS (1902) décrit, chez *Pl. maculata*, un cycle de reproduction qui amènerait, à un certain moment la disparition totale des organes génitaux (y compris l'appareil copulateur). Chez aucune Planarie d'Europe, les modifications ne sont aussi profondes; seuls, les testicules et le vitellogène, après une période d'activité, reviennent à un état embryonnaire et peu différencié, pour rentrer à nouveau en activité à la période suivante.

Ce cycle découle de la constitution et de l'état des gonades et se présente comme un exemple de ces phénomènes rythmiques et périodiques qui sont si fréquents chez les êtres vivants. Ce cycle n'est pas du tout déterminé par les facteurs externes, mais, en général, dans la nature, il s'accorde plus ou moins avec les saisons. C'est ainsi que *Pl. gonocephala* est une pondeuse d'été; *Dendrocoelum lacteum* est, suivant les localités, une pondeuse d'hiver (IJIMA, 1884; STOPPENBRINK, 1904) ou une pondeuse d'été (MATTIESEN, 1904). Chez *Pl. alpina* et *Pol. cornuta* qui vivent dans des sources de température constante, il y a un cycle de reproduction pour chaque individu en particulier, mais, pour l'ensemble de l'espèce, la ponte a lieu toute l'année, comme nous l'avons vu précédemment.

Tableau VII.

Cycle de reproduction de *Planaria polychroa*.
(Nombre de cocons pondus).

	Janvier	Février	Mars	Avril	Mai	Juin	Juillet	Août	Septembre	Octobre	Novembre	Décembre
1919	»	»	»	»	»	»	»	0	0	0	0	12
1920	12	5	5	6	12	33	30	9	0	0	0	12
							2 individus seulement					
1921	16	14	18	20	39	43	12	2	0	»	»	»

J'ai conservé, en aquarium, pendant plusieurs années, quatre individus de *Pl. polychroa*, récoltés aux environs de Paris; j'ai soigneusement compté, pendant deux ans, le nombre de cocons pondus. Le tableau VII donne les chiffres obtenus.

Ce tableau montre que la ponte commence en hiver, atteint son maximum en juin, décroît en juillet et en août, et cesse complètement en automne; il montre aussi de la façon la plus nette l'existence d'un cycle interne de reproduction qui n'est que très vaguement en rapport avec la température (tout au plus, celle-ci accélère peut-être la ponte pendant les mois chauds).

4. Développement.

Je n'ai pas repris l'étude du développement embryonnaire des Planaires qui est, en somme, bien connu grâce aux recherches de METCHNIKOFF (1883), IJIMA (1884), HALLEZ (1887), BARDEEN (1902), CURTIS (1902), STEVENS (1904), MATTIESEN (1904), FULINSKI (1916).

Je donnerai seulement quelques indications sur le développement postembryonnaire encore mal connu. On n'avait guère suivi jusqu'ici l'évolution complète d'un individu depuis sa sortie du cocon jusqu'au moment où il est capable de donner lui-même des cocons ⁽¹⁾. J'ai pu obtenir, en aquarium, plusieurs générations successives de *Pol. cornuta* et suivre ainsi tout leur développement.

La taille des jeunes vers sortant du cocon est extrêmement variable; parfois ils n'atteignent que 1 mm. de long et ressemblent à de petits fils blancs à peine visibles à l'œil nu; d'autres fois, ils mesurent 2-3 mm., et, il est aisé de les distinguer. D'ailleurs, dans une même ponte, il y a souvent des différences très considérables entre les individus jumeaux. En général, plus le nombre de jeunes sortis d'un cocon est considérable, plus leur taille est minime, et inversement. Ces faits expliquent que l'évolution des différents individus, mêmes jumeaux, n'est pas synchrone; les exemplaires de grande taille arri-

(¹) Seul, SEKERA indique (1909) qu'il a pu observer l'évolution complète de toutes les Planaires indigènes, sauf celle de *Pl. vitta*; il ne donne malheureusement aucun détail sur ces cultures.

vent plus rapidement que les petits à l'état de maturité génitale.

Les jeunes, à leur sortie du cocon, sont encore dépourvus d'éléments génitaux reconnaissables. Ils présentent les caractères suivants : grande disproportion entre le tube digestif dont les diverticules remplissent presque tout le corps et le parenchyme très réduit qui ne forme que quelques travées entre les anses intestinales; abondance des « cellules souches » (PRENANT, 1922); absence ou du moins rareté des granules pigmentaires.

L'apparition d'amas de « cellules souches », premières ébauches des testicules (¹) qui est suivie de près par la formation des organes copulateurs, a lieu, en général, de façon précoce; on peut noter le moment exact de cette apparition sans recourir aux coupes; il suffit de remarquer, en arrière de la bouche, la formation d'une petite tache blanche qui indique l'ébauche de l'appareil copulateur.

Ces ébauches se montrent de façon plus ou moins précoce, suivant les individus. En voici quelques exemples : un cocon, récolté à Saint-Remy-lès-Chevreuse, le 17 avril, s'ouvre le 27 mai; il en sort 5 jeunes; deux individus mesurent, le 24 juin, 8 mm. de long; étudiés sur coupes, ils présentent déjà des ébauches d'ovaires, de testicules, d'organes copulateurs et musculo-glandulaires; cela, *moins d'un mois*, après l'éclosion. Mais il s'en faut que le développement soit toujours aussi rapide : un cocon pondu, en aquarium, le 26 octobre 1920, s'ouvre le 29 décembre et met en liberté 6 jeunes. Ces exemplaires ne présentent les premières ébauches d'organes copulateurs que le 18 avril 1921, c'est-à-dire *3 mois et demi* après l'éclosion. Ces différences, exagérées par les conditions de température, sont liées à des particularités constitutionnelles et héréditaires qu'il est difficile de préciser.

L'apparition des gonades, et de l'appareil copulateur n'indique pas que la reproduction sexuée va commencer aussitôt. La période de maturation des gonades, et, en particulier, du vitellogène qui ne se développe que fort tard, dure longtemps; ce

(¹) Le « *cell lineage* » est très difficile à suivre chez les Planaires, et, même impossible chez les Triclares. La généalogie des cellules sexuelles n'a même pas pu être établie chez les Polyclades où, cependant, la segmentation est régulière (SURFACE, 1907).

n'est que *6 mois*, environ, après l'éclosion que commence la ponte des premiers cocons.

Nous avons vu que chez plusieurs Planaires, et en particulier chez *Pl. polychroa*, il y a un cycle périodique de reproduction, se renouvelant chaque année. *Pol. cornuta* n'a jamais présenté, en aquarium, qu'un seul cycle de reproduction : tous les individus sont morts après la ponte (voir p. 497). En est-il de même dans la nature ? Je ne sais.

II. — La Régénération des glandes génitales.

La régénération des glandes génitales, outre sa très grande portée générale, intéresse directement le problème des rapports entre les deux modes de reproduction sexué et asexué. Aussi la place de ce chapitre est-elle tout indiquée dans le présent travail.

1. Historique.

T. H. MORGAN (1901 *a*, p. 185-186) sectionne, en arrière des yeux quelques individus de *Pl. lagubris* (il s'agit, en réalité d'une espèce américaine : *Pl. simplicissima* CURTIS = *Pl. foremanii* GIRARD). Il cultive les fragments antérieurs dépourvus ainsi complètement de glandes génitales, et, constate qu'au bout de quelques mois, elles ont donné des Planaires entièrement sexuées et capables de donner des cocons. Il en conclut que « new germ-cells can develop from the somatic tissues, or at least from cells not included in the old reproductive organs ».

C'est là la seule expérience cruciale qui ait été faite sur la régénération des glandes génitales chez les Planaires. Plusieurs auteurs ont constaté la régénération de glandes génitales dans des fragments contenant encore des gonades, de telle sorte que l'origine des nouvelles glandes n'est pas précisée. C'est ainsi que E. SCHULTZ (1902) a observé la régénération des testicules dans des Planaires (*Dendrocoelum lacteum*, *Pl. torra*) sectionnées par le milieu du corps. La régénération des ovaires a été

étudiée, chez *Pl. torva* par A. MONTI (1912 a) et chez *Pol. nigra* par ZWEIBAUM (1915).

J'ai cru utile de reprendre les expériences que MORGAN n'avait entreprises qu'en petit nombre, et en quelque sorte, en marge du vaste programme qu'il s'était tracé. J'ai tenu à établir, de façon définitive, la possibilité de la régénération des glandes génitales chez les Planaires. Mes résultats ont été consignés dans une note préliminaire (VANDEL, 1921 b).

2. Expériences.

Mes expériences ont porté sur deux espèces : *Polycelis cornuta* et *Planaria alpina*. Les animaux sont sectionnés en avant des ovaires, et les parties céphaliques, dépourvues de glandes génitales sont cultivées et nourries. Pour être certain que les ovaires n'étaient pas contenus dans les parties céphaliques, j'ai fixé et débité en coupes sériées les parties postérieures, de manière à m'assurer qu'elles renfermaient bien toutes les glandes génitales. Je n'ai pas tenu compte des pièces céphaliques où il pouvait subsister des fragments d'ovaires.

a. *Expériences sur Pol. cornuta*. — Une première expérience, commencée le 5 août, a porté sur 10 individus. Les fragments céphaliques qui ne mesurent guère que 0 mm. 5 à 2 mm. sont cultivés et nourris; 5 fragments antérieurs régénèrent. Le 26 septembre, l'un des individus est fixé; il possède deux petits ovaires, mais pas encore de testicules. Les quatre autres Planaires sont fixées le 21 décembre (4 mois 1/2 après l'opération). Chez toutes, il existait des ovaires ⁽¹⁾, des testicules assez nombreux et des ébauches plus ou moins avancées d'organes copulateurs et musculo-glandulaires.

Une autre expérience, commencée le 26 octobre, a fourni des résultats moins nets, car plusieurs morceaux antérieurs devaient contenir des fragments d'ovaires (ainsi que je m'en suis assuré en débitant en coupes les parties postérieures), et je n'ai pu en tenir compte. Cependant un fragment certainement asexué a donné un individu normal qui, fixé le 11 avril

(1) Ces observations sont en contradiction avec celles de ZWEIBAUM (1915) qui prétend que les fragments mesurant moins de 3 mm. ne régénèrent pas d'ovaires.

de l'année suivante (5 mois $1/2$ après l'opération) présentait des ovaires, des testicules et des ébauches d'organes copulateurs.

Ces expériences sont encore complétées par les observations que nous rapporterons au chapitre V (p. 479) : des fragments postérieurs de Planaires produits par scissiparité, et ne contenant pas d'éléments génitaux, sont capables de donner des Planaires complètement sexuées.

β. *Expériences sur Pl. alpina*. — *Pl. alpina* semble, au premier abord, plus favorable que l'espèce précédente, pour ce genre d'expériences. Les ovaires se trouvent, en effet, assez loin de l'extrémité antérieure, et, il est possible d'obtenir des fragments antérieurs asexués de taille relativement considérable ; malheureusement la mortalité de ces fragments est fort grande et contrebalance les avantages que présente par ailleurs cette espèce. Cependant, j'ai pu observer un cas bien net de régénération des gonades : un fragment antérieur isolé le 24 août a donné une petite planaire qui, fixée le 13 décembre (3 mois et demi après l'opération) possédait des ovaires, des testicules et un appareil copulateur assez différencié.

3. Question du soma et du germen

Les expériences de T.-H. MORGAN et les miennes montrent que, chez les Planaires, la régénération des glandes génitales peut se produire à partir d'éléments non différenciés sexuellement.

Mais quels sont ces éléments ?

Toutes les recherches sur l'embryogénie et la régénération des Planaires ont établi que, chez ces organismes, la plupart des organes, y compris les gonades, proviennent de cellules souches ou « *Stammzellen* » (IJIMA, KELLER, CURTIS, E. SCHULTZ, MATTIESEN, P. LANG, ZWEIBAUM, M. PRENANT, etc.).

Mais on avait confondu jusqu'ici, sous le nom de *Stammzellen*, deux catégories d'éléments que M. PRENANT a le premier distinguées dans son travail sur le parenchyme des Plathelminthes (1922). Il distingue deux sortes de cellules libres du parenchyme que l'on reconnaît à leur chondriome : les unes possédant un petit nombre de grosses mitochondries sont les

cellules souches proprement dites ; elles dérivent directement des blastomères et représentent des cellules embryonnaires, indifférenciées, capables d'évoluer dans des sens divers ; ce sont elles, en particulier, qui donnent naissance aux éléments génitaux. Les autres, caractérisées par de nombreux chondrioconthes, fins et courts, sont des cellules différenciées dans le sens somatique, incapables de revenir à l'état sexuel. Les cellules souches ont donc conservé la totalité du « plasma germinatif » au sens de WEISMANN. Ainsi la régénération des gonades, chez les Planaires, n'a pas lieu à partir de tissus somatiques mais à partir d'éléments indifférenciés ayant conservé leurs caractères et leurs potentialités embryonnaires. Ces expériences de régénération qui, au premier abord semblent infirmer la théorie de WEISMANN, la confirment au contraire quand on les interprète soigneusement.

Ceci dit, je crois, cependant, que la régénération des glandes génitales ne constitue pas un processus absolument spécial et tout à fait à part ; ce n'est qu'un cas particulier du phénomène très général de la régénération. Là, où il existe des tissus indifférenciés et à caractères embryonnaires (quelle que soit leur origine précise), le pouvoir de régénération est, en général, très étendu, et dans certains cas, la régénération des glandes génitales est alors possible. La régénération des gonades marque seulement le point le plus élevé du pouvoir de régénération, mais elle ne constitue pas un processus spécial.

Cette conclusion ressort, non seulement de l'étude des Planaires, mais de l'examen des autres groupes du règne animal.

Les *Cœlentérés* ont servi à WEISMANN (1883) à établir sa théorie du plasma germinatif, et, il a cru que, chez ces organismes, la lignée germinale s'isolait de façon très précoce, et était reconnaissable pendant tout le cours du développement. Mais les recherches récentes, loin de confirmer cette théorie, ont apporté contre elle des arguments extrêmement forts. La théorie de WEISMANN ne peut plus guère être défendue qu'à propos de quelques formes possédant des « cellules interstitielles », cellules indifférenciées, à caractères embryonnaires et dont dérivent les différents éléments, y compris les gona-

des : telles sont l'Hydre d'eau douce [d'après les travaux de SCHNEIDER (1890), de BRAUER (1891), de TANNREUTHER (1908), de WÄGER (1909), et *Cordylophora* (MORGENSTERN, 1904)]. Mais chez les autres Hydrozoaires, les études récentes et très approfondies de GOETTE (1907) et de HARGITT (1913-1919) ont montré — de façon définitive, semble-t-il — que les éléments sexuels ne se forment que fort tard, et à partir de cellules déjà différenciées, tantôt ectodermiques, tantôt endodermiques. Il semble que, chez les Cœlentérés, la différence entre soma et germen, ne soit pas nettement établie. C'est ce qui explique que la régénération des gonades soit possible, comme l'a constaté DRIESCH (1896, p. 434) chez *Tubularia*.

Chez les *Platodes*, les conditions sont, en général, à peu près les mêmes que chez les Planaires : les glandes génitales dérivent de cellules embryonnaires du parenchyme, comme l'ont, en particulier, établi RICHARDS (1911) et R.-T. YOUNG (1919) pour les Cestodes. CHILD (1907) a décrit la formation de cellules germinales, chez les Cestodes, à partir de cellules musculaires différenciées, mais le fait paraît discutable (R.-T. YOUNG, 1919).

Chez les Annélides, la régénération des glandes génitales est possible, dans certains cas : chez *Criodrilus* (JANDA, 1912, 1918; TIRALA, 1912) et probablement aussi chez *Lumbriculus*. Dans ce cas également, les glandes génitales dérivent des cellules péritonéales qui, à l'instar des « cellules souches » des Planaires sont probablement des cellules indifférenciées, embryonnaires.

Enfin, chez les Tuniciers, E. SCHULTZ a décrit (1907, p. 518) la régénération des gonades chez *Clavellina* à partir de cellules du mésenchyme.

Tous ces cas sont, comme on le voit, très analogues. Dans tous les groupes ci-dessus mentionnés (en exceptant les Cœlentérés *pro parte*), il existe une réserve d'éléments plus ou moins indifférenciés, à caractères embryonnaires (cellules interstitielles, péritonéales, mésenchymateuses, *Stammzellen*, etc.) qui sont capables de donner les éléments les plus divers, y compris les glandes génitales. La présence de ces tissus indifférenciés et totipotents est, en général, corrélative d'un grand pouvoir de régénération. Quand ce pouvoir de régénération

est très étendu, la régénération des gonades est possible; elle ne constitue qu'une manifestation particulière du phénomène très général de la régénération et non un processus spécial.

Dans les phylums plus spécialisés, les Arthropodes ⁽¹⁾, et les Vertébrés, en particulier, la différenciation des tissus est poussée beaucoup plus loin, et le pouvoir de régénération très limité; aussi la régénération des gonades est-elle impossible, même si la castration a été pratiquée à un âge très précoce, chez la larve (OUDEMANS, KELLOG, MEISENHEIMER, KOPEC) ou même dans l'œuf (HEGNER).

Il semble donc qu'en passant en revue les différents organismes, depuis les Cœlentérés (et, mieux encore, depuis les Protistes, où soma et germen sont forcément confondus) jusqu'aux Arthropodes, on puisse établir une série continue où la distinction entre soma et germen (et la possibilité de la régénération des gonades qui n'en est que le corollaire) peu nette et imprécise au début, s'accroît de plus en plus jusqu'à ce que les deux constituants deviennent presque totalement indépendants et apparaissent comme deux organismes différents emboîtés l'un dans l'autre ⁽²⁾.

Cette conception éclectique me paraît préférable aux théories intransigeantes de WEISMANN et de HEGNER (1914) qui retrouvent dans tous les organismes un plasma germinatif indépendant et autonome, ou à celle de HARGITT (1919, p. 48) qui prétend, au contraire, qu'il n'y a jamais aucune différence entre soma et germen.

Comme l'étude de la spécificité cellulaire nous l'avait déjà fait sentir, cet exemple nous montre à nouveau qu'il est difficile au biologiste de formuler des lois rigoureuses s'appliquant à tous les groupes, et qu'il ne lui est guère permis que d'établir les limites d'une longue série comprenant tous les intermédiaires.

(1) Cependant, chez le très curieux Copépode parasite, *Xenoceloma brumpti*, CAULLERY et MESNIL (1919, p. 230), pensent que les testicules se forment à partir de tissus purement somatiques.

(2) Le cas le plus remarquable, à cet égard, est celui des Cobayes à qui l'on a greffé des ovaires d'une variété différente et qui donnent des jeunes du type germinatif et non somatique (CASTLE et PHILLIPS, 1911, 1913).

4. Le développement des gonades dans l'ontogenèse et la régénération

Au point de vue histologique, il semble bien établi que les gonades proviennent, aussi bien dans l'ontogenèse que dans la régénération, de certaines cellules du parenchyme, les cellules souches ou *Stammzellen*. L'évolution de ces *Stammzellen* en cellules germinales a été bien étudiée par M. PRENANT (1922). Je n'y reviendrai pas.

Mais, au point de vue physiologique, il n'est pas sans intérêt de remarquer que la régénération des glandes génitales se fait beaucoup plus lentement (4 à 5 mois) que le développement de celles-ci chez des individus produits par voie sexuée (1 à 3 mois). Et, non seulement, la régénération des glandes génitales est fort lente, mais, encore, elle n'aboutit pas toujours à la production d'organes entièrement achevés et capables de fonctionner. MORGAN a constaté que des *Pl. lugubris* ayant entièrement régénéré leurs glandes génitales ont pondu des cocons. Je n'ai jamais pu obtenir ce résultat avec *Pol. cornuta* et *Pl. alpina*. Les Planaires issues de fragments agames et devenant ultérieurement sexuées n'ont jamais donné de cocons (voir, p. 481, en note).

Les Planaires marquent donc le point où la régénération des gonades est encore possible, mais où elle devient déjà lente et difficile, et, parfois incomplète.

5. Genèse de l'état asexué

Les observations précédentes permettent de rendre compte d'une particularité très répandue chez les Planaires scissipares. De façon très générale, les espèces qui se multiplient par division sont normalement asexuées et ne possèdent que rarement des organes génitaux. Ce fait doit être considéré comme une conséquence de la reproduction agame et s'explique de la façon suivante : chez les formes où est apparue la multiplication par division, la régénération des gonades dans les fragments postérieurs devient difficile, dans quelques cas impossible. La régénération des glandes génitales est encore assez

aisée chez *Pol. cornuta*. Elle est plus difficile chez *Pl. alpina* ; j'ai obtenu, dans mes cultures, des individus de cette espèce, produits par multiplication asexuée, atteignant parfois une fort grande taille (jusqu'à 16 mm.) mais dépourvus de tout élément sexuel différencié ; ces exemplaires constituent une race complètement asexuée et comparable biologiquement à certaines espèces comme *Pl. subtentaculata* où les sexués sont inconnus. Chez *Pl. vitta*, cette régénération paraît très difficile, et les individus sexués sont d'une grande rareté (VANDEL, 1921 d). Chez *Pl. subtentaculata*, la régénération des gonades semble devenue tout à fait impossible, et, les organes sexuels sont encore inconnus chez cette espèce (VANDEL, 1921 d). Les Planaires de l'Amérique septentrionale (les seules qui, en dehors d'Europe, aient été étudiées suffisamment au point de vue biologique) offrent des exemples analogues : *Pl. maculata* est représentée par plusieurs variétés (ou espèces ?) dont les unes présentent une alternance de générations sexuées et asexuées (CURTIS, 1902), tandis que d'autres paraissent exclusivement asexuées (HYMAN, 1920). *Pl. dorotocephala* est toujours asexuée dans la nature ; cependant CHILD (1913, p. 125) a pu obtenir, au laboratoire, quelques animaux sexués. *Pl. velata* est aussi toujours asexuée, et, CHILD (1913, p. 131) a vu seulement quelques individus avec des ovaires et des testicules, mais sans appareils copulateurs.

Le cas des Planaires scissipares dont on retrouve, d'ailleurs l'analogie chez beaucoup d'animaux à reproduction agame (*Lumbriculus*, *Ctenodrilus*, etc.) ne saurait mieux se comparer qu'à celui de certaines plantes cultivées depuis longtemps par bouture et qui ont perdu la propriété de former des graines (ou, au moins, des graines fertiles) ; telles sont, par exemple, la Canne à sucre (DE VILLÈLE et BORDAGE, 1897, p. 3 et 12), le Bananier, l'Ananas, la Patate (*Ipomœa Batatas*) (1), etc. Nous ne croyons plus, à l'exemple de BERNARDIN DE SAINT-PIERRE (2), que si les ananas, les bananes, le fruit à pain, sont dépourvus de semences, c'est par un effet de la complaisance de la nature qui n'a pour objet que le bonheur de l'homme et qui a voulu

(1) Et aussi, paraît-il, la Pomme de terre (*Solanum tuberosum*) dans certaines régions.

(2) Etudes de la Nature. Etude VI.

produire ainsi en ces fruits une surabondance d'aliments au détriment de leurs graines. Chez ces plantes, comme chez les Planaires, l'état asexué est une conséquence de la reproduction agame qui a rendu très difficile ou même parfois impossible la régénération des éléments germinaux.

6. Action des facteurs externes sur le développement des glandes génitales

On a souvent attribué à la température un rôle important dans le développement des glandes génitales. La température déterminerait, d'après VOIGT (1900), le mode de reproduction, sexué ou asexué, de *Pol. cornuta*. STEINMANN (1906) indique comme température optima de reproduction : pour *Pl. alpina*, 5 à 6°, comme limites extrêmes, 4°5 à 9°; pour *Pl. gonoccephala*, 13-17°. THIENEMANN (1912) admet comme limites pour la reproduction sexuelle : 0-24° pour *Pl. gonoccephala*, 0 à 15° pour *Pol. cornuta*, 3 à 12° pour *Pl. alpina*. Moi-même, dans une note préliminaire (1919 b), j'annonçais qu'entre 5 et 10°, *Pol. cornuta* devenait sexuée, tandis qu'entre 10 et 16°, le développement des glandes génitales était arrêté, et que l'espèce se reproduisait par division.

En réalité, les faits sont loin d'être aussi simples que je l'avais cru lors de mes premières expériences. L'évolution des gonades est avant tout déterminée par des facteurs héréditaires. De jeunes individus deviennent très rapidement sexués, même à une température de 17 à 18°, presque à la limite où se produisent les phénomènes pathologiques, tandis que chez d'autres (et, c'est le cas, en particulier, pour les individus produits par voie scissipare) le développement des glandes génitales est extrêmement lent et difficile, alors même qu'ils sont cultivés aux températures les plus favorables. Nous reviendrons, d'ailleurs, sur cette question dans le dernier chapitre de ce travail.

L'action de la température sur le développement des gonades est, en fait, très difficile à mettre en évidence. Comme nous l'avons vu, les jeunes sortant du même cocon et par conséquent jumeaux sont très différents les uns des autres, et leur évolution particulière varie considérablement. Il est impossible,

dans ces conditions, d'obtenir des résultats concluants; on ne peut savoir, au juste, si un développement plus rapide reconnaît pour cause une influence externe ou n'est que la manifestation d'une particularité héréditaire. Aussi n'ai-je pu obtenir de conclusions nettes sur ce sujet.

ZWEIBAUM soutient dans un travail récent (1915), que certains corps, tels que CaCl_2 , FeCl_3 , HCl , accélèrent la régénération des gonades, alors que d'autres, comme le sublimé la retardent. J'ai repris ces expériences, en particulier avec le chlorure de calcium, mais sans obtenir de résultats positifs. Il serait nécessaire de reprendre ces expériences sur une très vaste échelle, afin d'éliminer les idiosyncrasies et les particularités héréditaires qui troublent complètement les résultats des observations.

D'ailleurs, il est infiniment probable que l'action des facteurs externes n'exerce ici, comme dans tous les phénomènes vitaux (et comme nous l'avons montré, en particulier, pour la scission) qu'une action accélératrice ou inhibitrice, mais que la nature même de la réaction est déterminée par la constitution de l'individu.

III. Le déterminisme du développement des organes copulateurs

1. Introduction

La plupart des biologistes (CAULLERY, 1913; GOODALE, 1916, etc.) distinguent, en général, trois catégories de caractères sexuels : 1) les caractères sexuels primaires représentés par les gonades, testicules ou ovaires, et qui sont la caractéristique essentielle et fondamentale du sexe ; 2) les caractères sexuels accessoires représentés par les organes annexes des glandes génitales, conduits évacuateurs, glandes diverses, etc ; 3) les caractères sexuels secondaires proprement dits, qui comprennent tous les autres caractères sexuels.

Les Planaires, animaux hermaphrodites, ne possèdent naturellement pas de caractères appartenant à la troisième catégorie. Mais les organes copulateurs (et musculo-glandulaires,

chez *Pol. cornuta*)⁽¹⁾ se forment, comme nous le verrons plus loin, tout à fait indépendamment des gonades, et ce n'est que plus tard que s'établissent les connexions entre les deux groupes d'organes. On peut donc les considérer, chez les Planaires tout au moins, comme de véritables caractères sexuels secondaires. C'est, d'ailleurs le nom que leur donne déjà E. SCHULTZ (1904, p. 566).

Y a-t-il chez les Planaires un rapport causal entre les gonades et le développement de ces organes, analogue à celui qui existe entre les glandes génitales et les caractères sexuels secondaires des Vertébrés ? Question à laquelle les expériences relatées ci-dessous apporteront, j'espère, quelque lumière.

On ne trouve dans la bibliographie aucune donnée précise sur le rapport entre gonades et organes copulateurs chez les Planaires. Mais l'on y rencontre quelques indications qui, éclairées et interprétées à l'aide des expériences que j'ai entreprises, prennent quelque signification.

1) Dans l'ontogenèse, l'appareil copulateur se développe toujours après l'apparition des premières ébauches des gonades. Mais, on sait que le *post hoc, propter hoc* n'a pas grande valeur au point de vue scientifique.

2) Chez des animaux privés de nourriture depuis longtemps, on constate (E. SCHULTZ, STOPPENBRINK, BERNINGER, LLYOD) que les organes copulateurs disparaissent assez rapidement, tandis que les gonades persistent longtemps, presque jusqu'au moment de la mort. Mais il est difficile de séparer, dans ce cas, l'action de la faim et l'influence de la dégénérescence des gonades.

3) Les faits, peut-être les plus suggestifs, sont ceux que rapporte CURTIS (1902) à propos du cycle évolutif de *Pl. maculata*. Cette espèce américaine présente une alternance de générations sexuées et asexuées qui s'accompagne d'une disparition périodique de la totalité des glandes génitales. La disparition des gonades est suivie de près par celle de l'appareil copulateur ; dans l'évolution inverse, la formation des gonades précède au contraire l'apparition de l'appareil copulateur. Une Planaire

(1) Les organes musculo-glandulaires de *Pol. cornuta* dont le rôle et la signification sont encore énigmatiques (voir VANDEL, 1921 *d*) se comportent absolument comme l'appareil copulateur.

australienne, *Pl. graffi* (A. WEISS, 1910) semble présenter un cycle analogue, mais il est encore mal connu.

Ces faits sont intéressants, mais à eux seuls, ils ne suffisent pas à établir le rapport causal qui existe entre les gonades et l'appareil copulateur, relation qui n'avait, d'ailleurs, été nullement soupçonnée par aucun des auteurs précités.

Je me suis efforcé de mettre en évidence ce rapport par quelques expériences démonstratives. L'étude de chaque organisme, comme celle de chaque problème biologique requiert des méthodes spéciales ; les procédés employés généralement pour étudier la question des caractères sexuels secondaires chez les Vertébrés (castration, transplantations, injections, etc.), ne peuvent guère être employés pour les Planaires. Par contre, le pouvoir de régénération très développé des Turbellariés, m'a permis d'aborder cette question par une toute autre voie.

Mes expériences ont porté sur *Pol. cornuta* et *Pl. alpina*. Les premiers résultats de ces recherches ont été consignés dans une note préliminaire (VANDEL, 1920 a). Ils ont été complétés depuis.

Avant d'aborder le problème principal, je donnerai quelques indications sur l'évolution des gonades et le développement de l'appareil copulateur qui sont nécessaires à l'intelligence de ce qui va suivre.

2. Evolution des glandes génitales

L'évolution des glandes génitales a été déjà souvent étudiée (voir en particulier STROPPEBRINK, 1904, 1905). Je n'en dirai ici que quelques mots.

Ce sont les ovaires et les testicules qui apparaissent en premier lieu. Les testicules jeunes, constitués tout d'abord exclusivement par des spermatogonies, forment des masses pleines sans aucune cavité ; ces « testicules pleins » correspondent soit à des stades jeunes, soit à des stades de repos sexuel ; ultérieurement, ils entrent en activité, et l'on trouve, en allant de la périphérie vers le centre, les différents stades caractéristiques de la spermatogenèse. Le vitellogène ne se développe que beaucoup plus tard ; il forme d'abord des cordons cellulaires pleins ; les éléments cellulaires se chargent ensuite de réserves

et augmentent de volume; le développement du vitellogène marque l'époque de la maturité sexuelle et le moment où commence la ponte. Le vitellogène disparaît presque complètement lors des périodes de repos sexuel.

3. Le développement des organes copulateurs

J'ai été amené à reprendre en détail l'étude du développement des organes copulateurs de *Pol. cornuta* et de *Pl. alpina*. Les stades successifs de ce développement m'ont, en effet, servi d'échelle pour mesurer l'action des différents facteurs sur l'évolution de ces organes.

Le développement de l'appareil copulateur avait déjà fait l'objet de quelques recherches. IJMA (1884) reconnaît l'origine indépendante et autonome de l'appareil copulateur et signale que la première cavité qui apparaît représente l'atrium génital. CURTIS (1902), chez *Pl. maculata*, insiste également sur l'origine tout à fait indépendante des gonades et de l'appareil copulateur et sur leur réunion tardive. E. SCHULTZ (1902) étudie la régénération de l'appareil copulateur de *D. lacteum*; il décrit la formation indépendante des trois ébauches de l'appareil copulateur (atrium, utérus, pénis) qui ne se réunissent que plus tard. MATTIESEN (1904) donne quelques indications sur l'ontogenèse de l'appareil copulateur de *Pl. polychroa*; il n'admet pas, comme SCHULTZ, la formation indépendante de cavités qui ne se réunissent qu'ultérieurement, mais il décrit des formations pleines qui bourgeonnent à partir d'un massif central (atrium) et qui se creusent ultérieurement (pour donner le pénis et l'utérus).

Ces quelques indications n'étaient pas suffisamment précises et détaillées pour remplir le but que je me proposais, d'autant qu'elles se rapportaient à des espèces différentes de celles sur lesquelles portaient mes recherches. Aussi j'ai repris l'étude de ce développement chez *Pol. cornuta* et *Pl. alpina*. Il n'y a pas de différences marquées dans l'évolution de ces organes, qu'on l'étudie, soit dans la régénération, soit dans l'ontogenèse. Cependant ce processus est assez variable dans les détails, et les stades équivalents ne sont pas toujours exactement semblables.

Polycelis cornuta. J'ai distingué pour la facilité de l'étude, 8 stades successifs.

Stade I. — Il existe, en arrière de la bouche, une région qui sur les coupes présente un aspect triangulaire : elle est limitée, en avant, par la cavité pharyngienne, latéralement par les troncs digestifs postérieurs. C'est dans cette zone remplie de parenchyme, et, dépourvue de ramifications digestives qu'apparaissent les organes copulateurs. Des cellules souches se

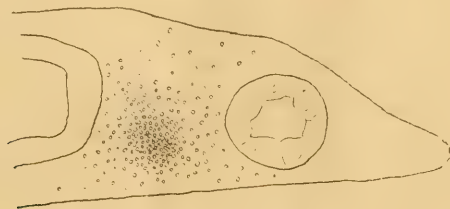


Fig. 25. — Développement de l'appareil copulateur de *Pol. cornuta*.
Stade I.

rassemblent dans cette région, et, constituent une masse de prolifération à peu près sphérique (fig. 25).

Stade II. — Au milieu de ce massif cellulaire, primitivement plein, apparaît une cavité (fig. 26) ; elle résulte de la délamination qui se produit entre les cellules situées au centre du massif ; ces cellules se disposent de manière à former un épithélium autour de la cavité ; cette cavité représente l'*atrium masculinum* (*am*) ; on sait que chez *Pol. cornuta*, l'atrium génital se divise nettement en un *atrium masculinum* et un *atrium genitale commune*). En même temps, le massif cellulaire, d'abord sphérique, prend une

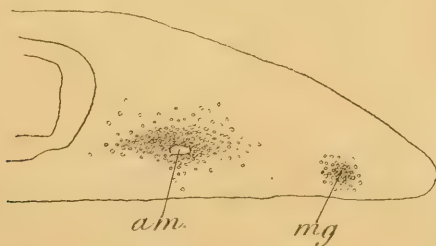


Fig. 26. — Développement de l'appareil copulateur de *Pol. cornuta*.
Stade II.

forme allongée. Quelque peu en arrière, apparaît un autre massif cellulaire (*m. g.*), comparable à celui que nous avons décrit au stade I, mais plus petit ; c'est la première ébauche de la poche à organes musculo-glandulaires (1).

Stade III. — Ce stade comprend deux étapes.

(1) Que je désignerai dorénavant par l'abréviation *o. m. g.*

a) Du massif cellulaire se détache une prolifération pleine qui se dirige vers le haut et en avant (fig. 27).

b) La prolifération pleine s'individualise et n'est plus réunie au massif central que par un cordon cellulaire plein. Le massif central est creusé d'une cavité qui, comme nous l'avons vu, représente l'*atrium masculinum*



Fig. 27. — Développement de l'appareil copulateur de *Pol. cornuta*.
Stade III a.

(*am.*) ; dans l'autre massif cellulaire apparaît aussi une petite cavité (fig. 28, a. c.) qui deviendra, par la suite, l'*atrium genitale commune*. Les deux régions de l'atrium ont ainsi une origine distincte.



Fig. 28. — Développement de l'appareil copulateur de *Pol. cornuta*.
Stade III b.

Le massif *m. g.* se fissure et à son intérieur apparaît une cavité.

Stade IV. — Ce stade est caractérisé par les deux processus suivants :

1) Les cellules embryonnaires qui forment l'appareil copulateur commencent à se différencier ; les cellules qui limitent les cavités se disposent en épithéliums, tandis que les cellules situées plus profondément se transforment en éléments musculaires qui donneront les couches musculaires de l'appareil copulateur : les fibres musculaires encore peu différenciées se colorent, sur les préparations, en rose par l'éosine, et non en noir par l'hématoxyline, comme les fibres adultes.

2) Ce stade est, en outre, caractérisé par l'apparition de deux nouveaux diverticules : l'un représente l'ébauche du canal utérin (fig. 29, *ut.*) ; il se creuse d'une cavité qui se met en relation avec l'*atrium genitale commune* ; l'autre est l'oviducte (fig. 29, *od.*) dans lequel se forme, par délamination un canal qui débouche aussi dans l'*atrium genitale commune*.

La cavité de la poche à *o. m. g.* s'élargit, se borde d'un épithélium, et acquiert une couche musculaire en fer à cheval.

Stade V. — L'ébauche de l'organe copulateur s'allonge dans le sens antéro-postérieur; le canal utérin s'accroît dans la même direction.

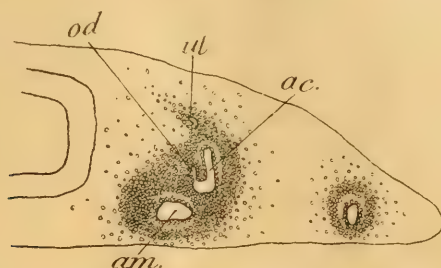


Fig. 29. — Développement de l'appareil copulateur de *Pol. cornuta*.
Stade IV.

Ce stade est caractérisé par l'apparition, en avant de l'*patrium masculinum* d'une petite cavité sphérique; c'est l'ébauche de la *cavité pénienne* (fig. 30, *p.*). C'est une formation autonome, ainsi que l'a bien décrit SCHULTZ, sans rapport initial avec les autres cavités.

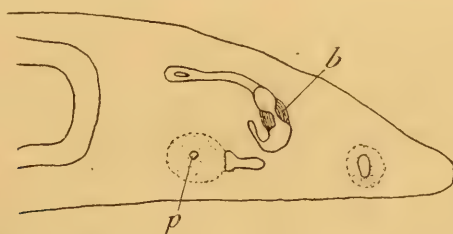


Fig. 30. — Développement de l'appareil copulateur de *Pol. cornuta*.
Stade V.

En même temps, un bourrelet musculaire (fig. 30 *b*) vient rétrécir le point d'abouchement du canal utérin avec l'*patrium genitale commune*. C'est

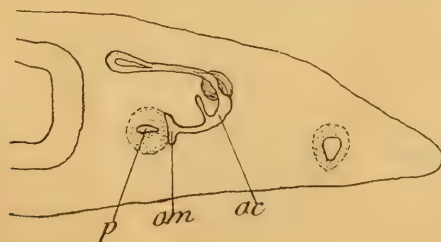


Fig. 31. — Développement de l'appareil copulateur de *Pol. cornuta*.
Stade VI a.

l'ébauche du sphincter musculaire qui se trouve à la base du canal utérin et qui constitue, comme nous l'avons vu, une des caractéristiques de l'appareil copulateur de *Pol. cornuta*.

La poche à *o. m. g.* s'est peu modifiée à ce stade.

Stade VI. — Ce stade peut être subdivisé en deux étapes :

a) Ce stade est caractérisé par la forme en T que prend l'*atrium masculinum* (fig. 31, *am.*) et qui est due au refoulement qu'exerce sur lui le massif pénien (*p.*) situé juste en avant. L'*atrium genitale commune* (*ac.*) se met alors en communication avec l'*atrium masculinum* (*am.*).

b) Un peu plus tard, l'ébauche pénienne continuant à s'accroître, l'*atrium masculinum* prend la forme d'un croissant (fig. 32). La cavité pénienne

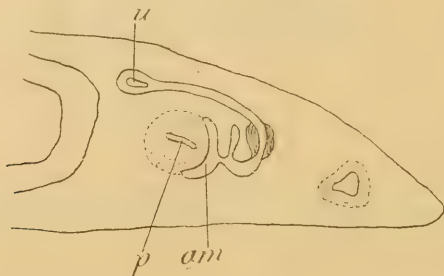


Fig. 32. — Développement de l'appareil copulateur de *Pol. cornuta*.
Stade VI b.

s'agrandit ; le canal utérin, s'est considérablement allongé et s'est renflé à son extrémité en une petite vésicule qui deviendra ultérieurement l'utérus (*u.*).

La poche à *o. m. g.* s'agrandit et devient triangulaire.

Stade VII. — Ce stade est essentiellement caractérisé par la différenciation du pénis (fig. 33 *p.*), et l'ouverture de la cavité pénienne dans l'*atrium masculinum*.

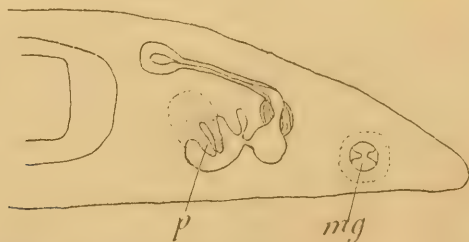


Fig. 33. — Développement de l'appareil copulateur de *Pol. cornuta*.
Stade VII.

La poche à *o. m. g.* acquiert les deux papilles caractéristiques de cet organe.

Stade VIII. — L'orifice génital se perce et les différentes parties acquiè-

rent l'aspect définitif qu'elles présentent chez l'adulte (que l'on peut considérer comme représentant un stade IX).

Les gonades et l'appareil copulateur dont l'évolution était jusqu'ici tout à fait indépendante, se mettent en relation par les oviductes et les canaux déférents. Cette formation autonome des deux parties de l'appareil génital nous permet d'assimiler, comme nous l'avons fait plus haut, l'appareil copulateur (et musculo-glandulaire) à un véritable caractère sexuel secondaire.

Planaria alpina. — J'ai distingué six stades successifs :

Stade I. — Il est très comparable à celui de *Pol. cornuta*. Une accumulation de cellules souches vient former un amas sphérique dans l'espace parenchymateux, situé en arrière de la bouche (fig. 34).



Fig. 34. — Développement de l'appareil copulateur de *Pl. alpina*. Stade I.

Stade II. — Au milieu de cet amas cellulaire, apparaît une cavité (fig. 35); les cellules qui bordent la cavité se disposent en épithélium. Cette cavité représente la première ébauche de l'*atrium génital* (la division de l'*atrium*



Fig. 35. — Développement de l'appareil copulateur de *Pl. alpina*. Stade II.

génital de *Pl. alpina* n'est qu'une formation secondaire et ne correspond pas, comme chez *Pol. cornuta*, à une dualité primordiale).

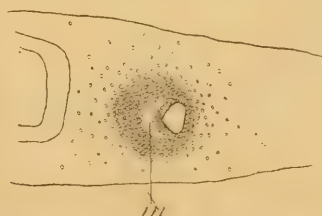


Fig. 36. — Développement de l'appareil copulateur de *Pl. alpina*. Stade III.

Stade III. — Une couche musculaire en forme de croissant (fig. 36 *m*) se différencie en avant de la cavité atriale ; les fibres musculaires embryonnaires se colorent en rose par l'éosine.

Stade IV. — Une prolifération cellulaire (fig. 37 *p.*) fait saillie à la partie antérieure de la cavité atriale ; elle représente l'ébauche de la papille pénienne ; la couche musculaire forme autour de la cavité atriale, la puissante gaine du pénis, caractéristique de cette espèce (fig. 37 *m.*).

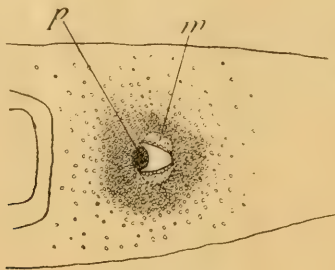


Fig. 37. — Développement de l'appareil copulateur de *Pl. alpina* Stade IV.

Stade V. — La bande musculaire de la gaine du pénis (fig. 38 *m.*) s'est encore renforcée ; sur coupe elle présente un aspect d'*asters*.

La papille pénienne s'allonge (fig. 38 *p.*). Un cordon cellulaire, d'abord plein, mais qui se creusera ultérieurement, se forme dans la région dorsale de l'ébauche copulatrice (fig. 38 *ut.*) ; c'est le futur canal utérin. Une autre prolifération pleine réunit, à ce moment, l'atrium et la paroi du corps ; c'est l'ébauche du canal génital et de son orifice (fig. 38 *g.*).

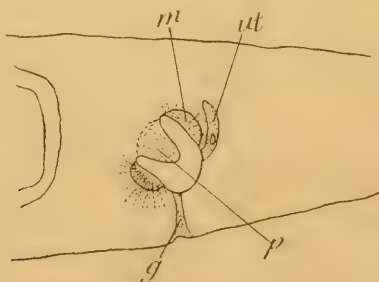


Fig. 38. — Développement de l'appareil copulateur de *Pl. alpina*. Stade V.

Stade VI. — Ce stade est caractérisé par l'allongement et le creusement de la papille pénienne, et, l'achèvement des différentes parties de l'appareil copulateur.

4. Premières expériences de régénération.

Le procédé employé dans mes premières expériences est le suivant : je choisis des individus sexués et je les sectionne en arrière de la bouche, et en avant de l'appareil copulateur. J'étudie ensuite la régénération dans les deux fragments, antérieur et postérieur⁽¹⁾. J'ai décrit plus haut (p. 424) la régénération des fragments postérieurs. Je n'ajouterai ici que quelques mots ; la disparition rapide des organes copulateurs est due, principalement, aux phénomènes de régulation, de remodelage, de *morphallaxis* qui ont lieu dans ces parties ; mais elle est encore, peut être, activée par l'absence complète de glandes génitales et de stimuli qu'elles peuvent fournir. C'est ce qu'indique l'observation suivante : un très gros individu de *Pol. cornuta*, en pleine maturité génitale, est sectionné le 15 janvier, suivant le procédé indiqué plus haut. A l'opposé de ce qui a lieu d'ordinaire, le fragment postérieur détaché de cet individu, conserve ses organes copulateurs et musculo-glandulaires, et redonne directement une Planaire parfaitement sexuée. Je fixe cet individu le 21 mars (65 jours après l'opération) et je constate, sur coupes, qu'il renferme de nombreux testicules en pleine activité. Cette anomalie est ainsi facile à expliquer : ce fragment postérieur de taille considérable contenait des gonades (ce qui n'a pas lieu d'ordinaire) et les réserves cellulaires étant abondantes, les nouveaux organes ont pu se former sans que tous les testicules fussent détruits ; les testicules subsistant, l'appareil copulateur a, lui aussi, persisté.

Mais l'examen du tronçon antérieur est particulièrement instructif. La régénération des organes copulateurs (et musculo-glandulaires dans le cas de *Pol. cornuta*) à l'intérieur de la partie postérieure du corps nouvellement reformée est très rapide. Le développement de ces appareils est déjà ébauché au bout de quinze jours ; il est presque terminé un mois environ après l'opération. Le tableau VIII résume les principaux résultats des expériences.

(1) La régénération de tels fragments a déjà été étudiée par STEINMANN (1908), chez *Procerodes segmentata* et par LLOYD (1914) chez *Gunda ulvæ*, mais ils n'en ont tiré aucune conclusion relative au sujet qui nous occupe.

Tableau VIII.

N°	Espèce	Durée de la régénération (en jours)	Température	Etat des testicules	Etat du vitellogène	Stade de régénération de l'ap. copul.
129	<i>P. cornuta</i>	42	16-18°	Mûrs	Jeune	VII
133	—	26	10-12°	—	Mûr	VI b
134	—	—	—	—	—	VII
139	—	37	—	Jeunes	0	VI
140	—	—	—	Très jeunes	—	0
141	—	15	—	Mûrs	Mûr	I
142	—	18	—	—	—	—
567	—	25	9-13°	—	—	VI b
568	—	—	—	—	—	—
569	—	—	—	—	—	—
570	—	—	—	—	—	VI
571	—	—	—	Jeunes	0	III b
572	—	—	—	Très mûrs	Très mûr	VI
573	—	—	—	Mûrs	Jeune	VI b
574	—	—	—	Jeunes	Très jeune	VI
575	—	—	—	Mûrs	Mûr	—
576	—	—	—	—	Très jeune	—
155	<i>Pl. alpina</i>	22	12-13°	—	Jeune	III
157	—	29	—	Jeunes	0	II
158	—	—	—	—	—	I

La rapidité de cette évolution est remarquable quand on la compare à la lenteur de la croissance de ces mêmes organes chez des jeunes animaux, ou mieux encore chez des individus passant de l'état asexué à l'état sexué.

Ces observations m'ont conduit à admettre que les glandes

génitales contenues dans la partie antérieure de l'animal jouent un rôle important dans la régénération et le développement des organes copulateurs.

5. Expériences de castration.

La castration qui fournit, chez les Vertébrés, des résultats si intéressants, ne peut être pratiquée chez les Planaires, de façon directe, tout au moins ; la dispersion de très nombreuses gonades dans tout le corps rend vaines toutes tentatives de ce genre. La castration serait à essayer chez des Planaires possédant un très petit nombre de testicules, telles que certaines Terricoles : *Rhynchodemus diorchis* Fuhrmann (1914 a), du Tessin, qui n'a que deux testicules, et *Microplana humicola* Vejdovsky (1890), de Bohême, qui n'en possède que quatre. Je n'ai, malheureusement, pas eu l'occasion de rencontrer ces espèces.

J'ai pensé que l'on pourrait peut-être castrer l'animal en utilisant des parasites attaquant les gonades ; mais, jusqu'ici les parasites signalés chez les Planaires [qui comprennent des représentants des groupes suivants : Coccidies, Grégarines, Trypanosomes, Infusoires, Trématodes, Cestodes, Nématodes] et ceux que j'ai pu étudier (VANDEL, 1921 a) ne provoquent aucune altération des gonades (¹).

D'ailleurs, on sait, combien l'interprétation des faits de « castration parasitaire » est délicate et comment elle a induit, plus d'une fois, en erreur les meilleurs biologistes. En particulier, les modifications des caractères sexuels secondaires des Arthropodes sont dues à l'action directe des parasites sur l'hôte, et non pas à la destruction et à l'altération des gonades, comme le croyait GIARD (1887 a). C'est ce qu'ont nettement démontré les travaux de G. SMITH (1911, 1913) et de R. COURRIER (1921) sur les Crabes sacculinisés, et ceux de KORNHAUSER (1919) sur les *Thelia bimaculata*, parasités par *Aphelopus theliæ*.

(¹) Seule, A. MONTE (1912 b) signale une *Cnidospore* qui provoquerait la dispersion des ovaires de *Pl. torva* ; mais, comme je l'ai déjà indiqué (VANDEL, 1921 a, en note), il semble, autant qu'on en puisse juger par les dessins de l'auteur, que les prétendus ovules, épars dans le parenchyme, représentent simplement les stades végétatifs d'une Grégarine.

La castration parasitaire n'a donc pu être utilisée chez les Planaires.

Heureusement, une expérience naturelle m'a mis sur la voie d'une autre méthode indirecte de castration. Voici le résumé de cette expérience : le 24 novembre, trois individus sexués de *Pol. cornuta* sont opérés suivant la méthode décrite précédemment ; deux individus se comportent normalement et régénèrent rapidement leurs organes copulateurs ; ils sont fixés respectivement 15 et 18 jours après l'opération ; ce sont les n^{os} 141 et 142 du tableau précédent. Mais le troisième individu, quoiqu'ayant régénéré sa partie postérieure, ne présente dans celle-ci aucune ébauche d'organes copulateurs. Je constate, sur coupes que la partie postérieure régénérée ne contient effectivement que du parenchyme, et quelques branches intestinales ; mais surtout, je suis frappé du fait que les glandes génitales sont ou détruites ou en voie de dégénérescence (je n'ai pu préciser la cause de cette dégénérescence) ; seuls, subsistent encore par-ici, par-là, quelques fragments plus ou moins reconnaissables de testicules et de vitellogène. Cette observation constitue une expérience cruciale ; elle montre que la destruction accidentelle des gonades a permis la régénération normale de la partie postérieure, mais a empêché le développement de l'appareil copulateur.

J'ai essayé de reproduire cette expérience naturelle et j'ai utilisé pour cela l'observation suivante : quand on soumet à des températures élevées (20-21° pour *Pol. cornuta*) des Planaires sexuées, les gonades dégénèrent rapidement et ne sont plus reconnaissables au bout de peu de temps. C'est, en somme, un mode de castration indirect. Pour observer l'action de cette castration sur le développement de l'appareil copulateur, j'opère comme précédemment (section entre la bouche et l'appareil copulateur), mais au lieu de laisser les parties antérieures dans les conditions normales, je les place dans un thermostat réglé à 20°. Cette expérience est d'une réalisation délicate ; si l'on place directement les animaux opérés dans le thermostat, ils se décomposent tous, sans exception ; il est indispensable, si l'on ne veut courir à un échec certain, d'habituer progressivement les individus en expérience, à des températures de plus en plus élevées : on les laisse 24 heures à 15°.

puis 24 heures à 17°, 24 heures à 19°, et ainsi de suite. En prenant cette précaution, le déchet n'est pas trop considérable. Or, on constate, qu'au bout d'un mois environ, les animaux opérés et soumis à ces conditions ont régénéré leur partie postérieure, mais qu'ils ne présentent plus ou presque plus de gonades, et que l'appareil copulateur ne s'est pas développé.

Je donne, à titre d'exemple, le détail de l'une de ces expériences :

Huit individus sexués de *Pol. cornuta* sont opérés le 1^{er} mars; quatre exemplaires se décomposent au cours de l'expérience; les quatre autres sujets résistent et régénèrent leur partie postérieure; ils sont fixés le 25 mars (c'est-à-dire 25 jours après le début de l'expérience). Le résultat de l'examen des coupes est le suivant :

N° 560. Plus de gonades. Pas traces d'organes copulateurs.

N° 561. Restes d'ovaires. Organes copulateurs au stade I.

N° 562. Restes indistincts de testicules; ovaires; organes copulateurs au stade II.

N° 563. Testicules dégénérés. Pas d'organes copulateurs.

Pour donner à ces résultats toute leur valeur, il faut les comparer aux cas des n°s 567 à 576, consigné dans le tableau VIII; ces individus opérés suivant un procédé identique, sectionnés et fixés aux mêmes jours que les précédents, ont été seulement cultivés à une température de 9 à 13°; chez les individus de la culture froide, l'organe copulateur est partout (sauf dans un cas) au stade VI ou VI *b*, tandis que chez les exemplaires élevés dans le thermostat, l'appareil copulateur n'est pas développé ou n'est qu'à un stade extrêmement jeune (ceci quand la castration n'est pas complète).

Il est, je crois, légitime d'attribuer le défaut de régénération de l'appareil copulateur à la dégénérescence des gonades provoquée par une température élevée. Il ne faut point cependant dissimuler que ce mode détourné de castration est moins satisfaisant que la méthode directe; il est passible de critiques; on peut, en effet, objecter que la température élevée agit plus ou moins directement sur le développement de l'appareil copulateur, et non indirectement par la disparition des gonades.

6. Quelles sont les glandes qui interviennent?

Il est donc très probable, ainsi que semblent l'établir les expériences précédentes, que les glandes génitales exercent une action sur le développement des organes copulateurs. Mais quelles sont les glandes qui interviennent?

Les gonades des Planaires se répartissent, comme on le sait, en trois catégories : testicules, ovaires et vitellogène.

On peut tout d'abord éliminer de la discussion le vitellogène ; il n'exerce aucune action sur le développement de l'appareil copulateur. En effet, dans les expériences de régénération précitées, le vitellogène peut être tout à fait mûr, ou, au contraire, extrêmement jeune et non fonctionnel, et cepen-

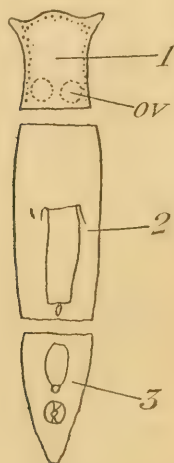


Fig. 39. — Figure schématique destinée à montrer le mode opératoire de l'expérience ci-jointe. La partie céphalique (1) qui contient les ovaires (ov.) est fixée et étudiée sur coupes. La partie moyenne (2) est cultivée pour étudier la régénération. Enfin la partie (3) qui contient les organes copulateurs et musculo-glandulaires, est supprimée ou sert à d'autres expériences.



Fig. 40. — Croquis représentant le n° 391, juste avant sa fixation (25 jours après le début de l'opération). Les parties, antérieure et postérieure, nouvellement régénérées sont claires (encore dépourvues de pigment). Dans la région postérieure régénérée, on aperçoit l'ébauche de l'appareil copulateur (x.).

dant, dans les deux cas, le stade de régénération de l'appareil copulateur est le même ; c'est ainsi que sur le tableau VIII, on voit que les n°s 572 et 574, dont le vitellogène est à des états bien différents, ont régénéré de semblable façon. D'ailleurs, dans le développement embryonnaire, les organes copulateurs font leur apparition bien avant que le vitellogène soit développé. On peut donc admettre que le vitellogène ne joue

pas un rôle important dans le développement des organes copulateurs.

Il reste donc à examiner l'action respective des testicules et des ovaires. Les ovaires, à l'inverse des testicules nombreux et épars dans tout le corps, sont seulement au nombre de deux et localisés dans la région céphalique. Il est donc facile de les éliminer. J'opère de la façon suivante (fig. 39).

a) Je choisis des individus complètement sexuels de *Pol. cornuta* et les sectionne en arrière de la tête, de manière à enlever les ovaires (ov.). Les parties céphaliques sont fixées et débitées en coupes; je peux ainsi vérifier que les ovaires sont bien contenus dans le fragment enlevé, et je m'assure en même temps de l'état initial des gonades dans l'individu opéré.

b) L'animal est ensuite coupé entre la bouche et l'appareil copulateur, comme précédemment.

Je cultive ensuite les parties moyennes (fig. 39-2). Or, on constate que ces fragments, tout en régénérant leur région céphalique, développent aussi une partie postérieure dans laquelle ne tarde pas à apparaître l'ébauche de l'appareil copulateur (fig. 40, x). La présence des ovaires n'est donc pas nécessaire à la régénération de l'appareil copulateur.

Il y a intérêt à fixer et à étudier de façon précoce les fragments qui régénèrent; en effet, ces individus largement sectionnés sont le siège de processus de régulation, de morphallaxis qui, comme nous l'avons vu, font disparaître les glandes génitales, les testicules en particulier, et peuvent ainsi troubler les résultats de l'expérience ⁽¹⁾.

Le tableau IX donne le résumé des expériences.

Si le développement de l'appareil copulateur n'est pas sous la dépendance des ovaires, il faut reporter sur les testicules la responsabilité de cette action. Nous allons maintenant examiner cette action de plus près et essayer d'en préciser le mécanisme.

(¹) C'est, d'ailleurs, ce qui explique que, dans le cas présent, l'appareil copulateur soit, au bout du même temps, à un stade moins avancé que dans les expériences simples de régénération, résumées dans le tableau VIII.

Tableau IX.

N°	Etat initial des gonades			Température	Durée de la régénération (en jours)	Etat de l'appareil copulateur
	Ovaires	Vitellogène	Testicules			
391	Présents	Mûr	Mûrs	8-11°	25	III <i>b</i>
394	—	Très mûr	Mûrs	—	—	VI
398	—	Jeune	—	5-11°	35	III
401	—	Très jeune	—	—	—	V
403	—	0	Jeunes	—	—	V
405	—	Jeune	Mûrs	—	—	III <i>b</i>
444	—	—	—	9-12°	25	II
446	—	Très jeune	—	—	—	I
448	—	Jeune	—	—	—	III <i>a</i>
450	—	Très jeune	Jeunes	—	—	0
452	—	Mûr	Mûrs	—	—	IV
454	—	Jeune	—	—	—	II
456	—	Mûr	—	—	—	—
458	—	—	—	—	—	III <i>b</i>
460	—	Jeune	—	—	—	0
462	—	Mûr	—	—	—	I
464	—	—	—	—	—	III <i>b</i>
466	—	0	Jeunes	—	—	III
468	—	Très jeune	—	—	—	III <i>b</i>
470	—	Jeune	Mûrs	—	—	II
472	—	—	—	—	—	I

7. *Rapport entre le nombre et l'état des testicules et le développement des organes copulateurs*

Il est difficile d'établir un rapport précis entre le nombre et l'état des testicules et le développement de l'appareil copulateur.

Cependant, chez les animaux jeunes où les testicules sont en petit nombre et peu développés, la régénération de l'appareil copulateur est lente et moins complète que chez les individus adultes. C'est ce qui ressort, par exemple, de la comparaison des n^{os} 139 et 140 (tableau VIII) opérés et cultivés dans les mêmes conditions ; le n^o 140 dont les testicules sont peu nombreux et peu développés n'a pas régénéré d'appareil copulateur, tandis que le n^o 139 possédant de nombreuses glandes mâles a régénéré un organe copulateur qui est au stade VI, 37 jours après l'opération. La comparaison du n^o 571 et des individus de la même série (567 à 576) conduirait à des remarques analogues.

Mais chez l'individu adulte, il semble que le stade auquel se trouvent les testicules (masses pleines constituées par des spermatogonies, ou vésicules creuses avec les divers stades de spermatogenèse) ait peu d'importance sur le développement de l'appareil copulateur. Quel que soit l'état des testicules, le résultat est à peu près le même (exemples : tableau VIII, n^{os} 572 à 576 ; tableau IX, n^{os} 464 à 468).

8. *Quel est le mode d'action des testicules ?*

Les testicules semblent donc jouer un rôle des plus importants dans le développement de l'appareil copulateur.

Le cas bien étudié des Vertébrés conduit tout naturellement à admettre que cette action est due à l'effet d'une sécrétion interne, d'une *hormone*. Mais la preuve en est difficile à administrer chez les Planaires. Et la théorie hormonique n'est encore, dans le cas présent, qu'une hypothèse basée plus sur les analogies avec ce qui a lieu dans d'autres groupes que sur des preuves directes. En effet, si les Planaires sont des animaux admirables pour l'étude des phénomènes de régénéra-

tion, elles se prêtent, par contre, très mal à l'expérimentation physiologique.

J'ai d'abord essayé d'employer la méthode des injections ; je me suis efforcé d'inoculer à des individus asexués une solution résultant du broyage de Planaires sexuées dans de l'eau physiologique ; je n'ai obtenu aucun résultat par ce procédé. Les injections, comme l'a déjà remarqué M. PRENANT (1922) ne pénètrent pas dans les tissus parenchymateux et compacts de ces organismes.

J'ai ensuite pensé que les méthodes histo-physiologiques pourraient fournir d'utiles indications. On sait que, chez les Oiseaux (comme chez les Planaires) le testicule est dépourvu de cellules interstitielles, et, l'on est obligé d'admettre que la sécrétion interne est produite directement par les cellules germinales (BORING et PEARL, 1917). LOISEL (1902) a montré que chez le *Foudia madagascariensis*, les cellules germinales se chargent de globules graisseux pendant la période de préspermatogenèse ; ce dépôt graisseux est probablement en rapport avec la sécrétion du testicule déterminant les caractères sexuels à l'époque du rut. J'ai recherché si l'on ne trouverait pas, chez les Planaires, des faits de même ordre. Pour cela, j'ai fixé au liquide de Flemming (de manière à mettre les graisses en évidence) des individus de *Pl. alpina* à différents stades de développement, depuis la sortie du cocon jusqu'à l'état adulte. L'étude de ces préparations n'apporte aucune preuve positive en faveur de la théorie hormonique. Chez certains individus, la graisse fait complètement défaut dans les testicules ; dans d'autres, au contraire, elle y est abondante, et cela, aussi bien dans les testicules très jeunes que dans ceux où la spermatogenèse a débuté ; d'ailleurs cette graisse se présente bien plutôt comme un banal dépôt de réserves que comme une sécrétion spéciale ; il s'agit là très probablement de substances de réserve qui, chez les animaux bien alimentés envahissent tout le parenchyme et les organes voisins, alors qu'elles font défaut chez les individus nourris plus sobrement. Cette graisse n'indique nullement qu'il y ait sécrétion d'une substance spéciale.

Jusqu'à présent, l'hypothèse des hormones génitales repose donc, chez les Planaires, plutôt sur des présomptions que sur des preuves définitives.

9. *Conclusions*

Les expériences et observations précédentes conduisent donc à admettre que le développement de l'appareil copulateur des Planaires est sous la dépendance des testicules ; cette action est probablement de nature hormonique.

Cette conclusion m'amène à formuler quelques remarques générales. De nombreuses expériences faites dans les différents groupes de Vertébrés (Mammifères, Oiseaux, Batraciens et même Poissons) ont établi avec certitude l'action des gonades ou des cellules interstitielles sur les caractères sexuels secondaires.

Chez les Invertébrés, les recherches n'ont guère porté que sur l'embranchement des Arthropodes (et principalement sur les Insectes). Toutes les expériences réalisées chez ces animaux : castration, transplantation des gonades, transfusion du sang, régénération des organes sexuels secondaires chez des individus châtrés, observations récentes sur la castration parasitaire, etc., démontrent, de façon définitive, qu'il n'y a aucun rapport entre les gonades et le développement des caractères sexuels secondaires ⁽¹⁾.

Mais il ne faudrait pas généraliser les conclusions tirées des Arthropodes, et les appliquer d'emblée à tous les Invertébrés ; il existe certainement, dans plusieurs groupes d'Invertébrés un rapport entre les gonades et les autres caractères sexuels. Le cas des Planaires en est un premier exemple ; et l'on en connaît d'autres :

SOLLAS (1911), en disséquant des Lombrics de grande taille, observe plusieurs individus dépourvus de clitellum ; il remarque que chez ces animaux, les vésicules séminales sont le siège d'une infection bactérienne ; la castration parasitaire qui en résulte a provoqué, par contre-coup, la disparition du clitellum. Cette observation n'est pas, à elle seule, concluante, car nous avons vu (p. 465) que la castration parasitaire était susceptible d'entraîner des interprétations erronées. Mais, un autre biologiste, HARMS (1912) a pu confirmer expérimentale-

(1) Dans quelques cas, cependant, il semble exister des hormones chez les Arthropodes ; DE LA VAILLÉE (1921) admet que, très probablement, la formation de l'éphippie des Daphnies est déclanchée par une sécrétion de l'œuf de durée.

ment ces observations; il a établi que le clitellum des Lombrics est un véritable caractère sexuel secondaire *mâle*; il disparaît quand on enlève les testicules; il persiste, au contraire, quand on détruit les ovaires. Il y a donc, chez les Lombrics, une action des glandes mâles qui provoque le développement du clitellum.

Chez les Mollusques, les glandes génitales paraissent, comme chez les Planaires, déterminer le développement de certains appareils sexuels. C'est ce qui résulte, semble-t-il, des observations de GOULD (1917) sur *Crepidula plana*, quoiqu'il n'ait pas effectué à cet égard d'expériences absolument démonstratives. Ce Gastéropode présente un hermaphrodisme protandre très prononcé, et, les stades mâle et femelle sont nettement séparés. Les testicules se développent d'abord, ainsi que les organes copulateurs mâles; ultérieurement les testicules dégénèrent, et concurremment les organes annexes (le pénis, en particulier) disparaissent; les ovaires se développent alors, ainsi que les organes copulateurs femelles. Cette évolution semble indiquer (quoiqu'il serait très souhaitable que des expériences précises fussent entreprises sur ce sujet) qu'il existe un rapport entre la présence des glandes génitales et le développement de certains appareils copulateurs, (le développement de certains organes, comme l'utérus, apparaît cependant indépendant des gonades). Les Paludines où les sexes sont séparés seraient, je crois, de bons sujets d'expériences pour l'étude de cette question. CERNY (1907) a observé la régénération, chez les Paludines mâles, du tentacule droit modifié en organe copulateur, mais il n'a pas étudié les rapports qui peuvent exister entre cette régénération et la présence et l'état des testicules.

Ces quelques exemples rendent très vraisemblable l'existence d'hormones génitales chez plusieurs groupes d'Invertébrés. Quand nous serons mieux fixés sur ces phénomènes dans l'ensemble du règne animal, il est probable que l'on pourra établir une série continue allant des Arthropodes où les caractères sexuels sont complètement indépendants des gonades, jusqu'aux Vertébrés où il existe une relation étroite et causale entre ces deux groupes d'organes. Là encore, il est difficile de formuler

une loi absolument générale; on ne peut guère que préciser les limites de la série (¹).

Il est permis, néanmoins, de se demander quelle est la condition primordiale et fondamentale du rapport entre gonades et caractères sexuels secondaires : y a-t-il autonomie et indépendance primordiales des caractères sexuels ? C'est-à-dire, le soma est-il, de même que les gonades, différencié sexuellement (*Somageschlecht* de Möbius) ? Ou bien, au contraire, y a-t-il un rapport fondamental entre les gonades et les caractères sexuels secondaires ? C'est-à-dire le soma est-il une forme neutre, asexuelle (Lipschütz, 1921) à laquelle la présence des gonades imprime seule, un sexe déterminé ?

Sans vouloir entrer dans une discussion détaillée de cette question qui dépasserait le cadre de ce travail, il apparaît que la première opinion est de beaucoup la plus vraisemblable. Les caractères sexuels secondaires sont tout à fait comparables aux caractères spécifiques; ce n'est que dans certains groupes et dans certains cas que quelques caractères spécifiques se sont transformés en caractères sexuels, et, que leur développement a été favorisé par une sécrétion des gonades; on a d'ailleurs pu transformer un caractère spécifique indifférent en caractère sexuel et inversement (on en trouvera de nombreux exemples dans les excellentes mises au point de Kammerer, 1912, et de Doncaster, 1914). Et même, chez les Vertébrés, où l'existence d'hormones génitales est le mieux établie, bien des faits seraient complètement inexplicables si l'on admettait que le soma n'est pas déterminé sexuellement par lui-même : tel est le cas des gynandromorphes chez les Oiseaux (Bouvreuil de Poll, Pinson de Weber, Faisans, etc.), celui de la persistance des instincts sexuels chez les eunuques, etc.

Il semble donc logique d'admettre la première hypothèse : la différenciation sexuelle intéresse tout le corps, gonades et soma; cette différenciation est déterminée depuis l'œuf, mais à des degrés divers, suivant les groupes; dans certains cas, où la sexualité est fortement marquée, les caractères sexuels se

(¹) Il en est, d'ailleurs, de même pour le sexe qui est loin d'être également déterminé pour tous les groupes; irrémédiablement fixé chez les Insectes, il paraît beaucoup plus labile chez les Batraciens et les Végétaux chez qui on a pu le modifier expérimentalement.

développent de façon autonome et indépendamment des glandes génitales ; dans d'autres, au contraire, un stimulus ⁽¹⁾ produit en général par les gonades est nécessaire pour provoquer leur développement.

(1) D'ailleurs, la substance sécrétée par les gonades (ou les cellules interstitielles) n'est probablement pas une substance spécifique, mais une sécrétion banale qui agit comme excitant sur le développement de certains organes. C'est ce que montrent nettement les expériences de MEISENHEIMER (1911) qui a réussi à faire apparaître la callosité du pouce chez les grenouilles mâles châtrées, en leur greffant, soit des fragments de testicules, *soit des fragments d'ovaires*. Ce sont encore les expériences de KOLLMAN (1919) qui montrent que la *thyroïdine* est capable de remplacer, *pro parte*, les sécrétions des glandes génitales dans l'évolution de la crête dorsale des Tritons. Ces expériences ne permettent guère de conserver la distinction établie par GLEY (1911) entre *hormones* substances provoquant l'excitation d'un organe, et *harmozones* ou substances déterminant une forme. Dans tous les cas, il n'y a jamais qu'un excitant général, et la théorie de l'excitant spécifique soutenue par LIPSCHUTZ (1921) ne résiste pas à un examen serré des faits.

CHAPITRE V

Comparaison et rapports entre les deux modes de reproduction.

SOMMAIRE. — 1. Introduction ; — 2. Hérité du mode de reproduction. — 3. Cycle évolutif. — 4. Comparaison entre les deux catégories de jeunes. — 5. Opposition des deux modes de reproduction. — 6. Action des facteurs externes sur le cycle évolutif. — 7. Signification et rôle de la fécondation. — 8. Vieillesse et rajeunissement.

1. Introduction.

Nous avons étudié dans les chapitres précédents les conditions et les particularités des deux modes de reproduction, sexué et asexué. Il nous reste maintenant à rechercher les rapports que présentent entre eux ces deux modes de reproduction, et nous efforcer d'en dégager leur signification générale. J'avais cru pouvoir établir (VANDEL, 1920 b) que la fécondation déterminait un rajeunissement indispensable au maintien de l'espèce ; il ne m'est plus possible de maintenir mes précédentes conclusions, non que mes premières observations fussent inexactes, mais elles étaient incomplètes ; des expériences ultérieures m'ont amené à une interprétation différente : elles m'ont montré, à la fois, et l'importance des facteurs héréditaires dans le déterminisme du mode de reproduction et la possibilité d'une reproduction asexuée indéfinie. Nous serons, d'ailleurs, conduits, dans le dernier paragraphe de ce chapitre, à admettre l'existence très générale des processus de rajeunissement, non seulement indépendants de la reproduction sexuée, mais même de toute reproduction.

2. Hérité du mode de reproduction.

Nous distinguerons trois cas :

a) Certaines stations de *Pol. cornuta* ou de *Pl. alpina* renferment exclusivement des individus sexués. Si l'on récolte des cocons dans ces localités, on constate que les jeunes qui en sortent, deviennent très rapidement sexués (et cela quelle que soit la température) et présentent bientôt des ébauches d'organes copulateurs (parfois en moins d'un mois ; voir p. 443). Ces individus ne présentent à aucun moment de leur existence de reproduction asexuée. C'est le cas, pour citer un exemple, des *Pol. cornuta* d'un ruisseau près de Saint-Remy-lès-Chevreuse (Seine-et-Oise) qui m'ont fourni de nombreux cocons pour mes cultures. Ces conditions sont héréditaires ainsi que j'ai pu m'en assurer par des cultures qui ont porté sur trois générations successives. Il en est de même pour plusieurs colonies de *Pl. alpina* habitant les sources du Jura (voir p. 489).

b) Dans d'autres localités, on trouve mélangés, en proportions diverses, des individus sexués et d'autres à multiplication scissipare. Si l'on cultive des cocons récoltés dans ces stations, les résultats seront très différents des précédents.

Je donnerai d'abord le détail d'une culture tout à fait typique à cet égard, et qui m'a obligé à reviser mes conclusions premières. — Le 20 août 1920, je récoltai dans une source située à Sainte-Colombe, près Pontarlier (Dcubs), 8 cocons de *Pl. alpina*, dont 6 furent mis en culture. Ces 6 cocons donnèrent un total de 125 jeunes. La plupart des individus évoluèrent directement vers la sexualité ; 50 à 70 jours après l'éclosion, les premières ébauches des organes copulateurs faisaient leur apparition. Mais 16 exemplaires encore dépourvus d'organes copulateurs se coupèrent, et cela, de façon tout à fait normale (ce qui représente 13 0/0 du nombre total). Ces exemplaires ont été isolés ; ils ont alors évolué vers la sexualité et ont présenté des ébauches reconnaissables d'organes copulateurs, 60 à 70 jours après la scission. Ces individus ne proviennent pas d'un seul cocon, mais il s'en est trouvé quelques uns dans la descendance de chacun des 6 cocons. Ces animaux ne diffèrent, en somme, des autres individus de la même ponte qu'en ce qu'ils

se sont coupés une fois avant de devenir sexués. Cette culture montre que, dans les stations mixtes, et c'est le cas pour la source signalée plus haut, une certaine proportion de jeunes se coupent avant de devenir sexués.

Mes observations sur *Pol. cornuta* sont moins nombreuses, mais elles conduisent aux mêmes résultats. Un cocon de *Pol. cornuta* est récolté le 12 septembre 1920 dans un ruisseau des Granges-Narboz, près Pontarlier (Doubs), station où se rencontrent les deux modes de reproduction. L'éclosion du cocon a lieu le 21 octobre; il en sort quatre jeunes. L'un d'eux se coupe de façon normale le 13 décembre (55 jours après l'éclosion), puis devient sexué.

c) Si l'on élève des individus produits par scissiparité, on constate qu'ils se coupent toujours; j'ai observé le fait *sans aucune exception* (mes observations portent sur plus de 60 cas relatifs à *Pol. cornuta*). Ces exemplaires se coupent souvent de façon très précoce: le n° 5. VII. 4 (voir tableau II) s'est coupé 19 jours seulement après qu'il ait été séparé de la souche; ce temps dépend d'ailleurs de la vitesse de régénération et par suite de la température; en hiver, il est beaucoup plus long: le n° 5. VIII. 3 ne s'est coupé que 101 jours après son isolement de la souche (du 2 octobre 1920 au 11 janvier 1921). — Les individus produits par voie asexuée se coupent donc, en général, de façon précoce; et d'ordinaire, la scission se répète un grand nombre de fois (maximum observé: 19 fois, chez l'individu 3.5.1.1.2; pour le détail, voir tableau II).

Mais, tôt ou tard, ces exemplaires finissent par évoluer vers la sexualité. C'est ce que montre nettement le tableau II qui résume une longue culture de *Pol. cornuta*, et aussi le tableau X; ce dernier relate l'évolution de 23 *Pol. cornuta* récoltés le 17 février 1920 dans une petite source à Chaville (Seine-et-Oise); tous ces individus étaient primitivement asexués, et se sont coupés un plus ou moins grand nombre de fois, puis ont finalement tous évolué vers la sexualité; les individus dont les organes copulateurs devenaient visibles à l'œil nu, ont été fixés et étudiés sur coupes, afin de vérifier l'état de l'appareil génital.

D'autres petites cultures dont je n'ai pas reproduit le détail fournissent des résultats analogues: les animaux produits par

Tableau X

N°	
1	Coupé 2 fois (2 et 30 mars), puis devient <i>sexué</i> . Fixé le 4 mai.
2	Coupé 4 fois (8 et 18 mars, 10 et 29 avril), devient <i>sexué</i> . Fixé le 31 mai.
3	Coupé 1 fois (23 février), puis <i>mort</i> le 15 mars.
4	Coupé 4 fois (23 février, 8 et 26 mars, 14 avril), devient <i>sexué</i> . Fixé le 27 mai.
5	Coupé 2 fois (15 mars et 14 avril), devient <i>sexué</i> , Fixé le 31 mai.
6	<i>Mort</i> le 2 mars.
7	Coupé 1 fois (20 février), puis <i>mort</i> le 8 mars.
8	Coupé 3 fois (8 mars, 14 avril, 12 mai), devient <i>sexué</i> . Fixé le 28 juin.
9	Coupé 4 fois (26 février, 16 et 31 mars, 20 avril), devient <i>sexué</i> . Fixé le 31 mai.
10	Coupé 3 fois (25 février, 10 et 18 mars), devient <i>sexué</i> . Fixé le 4 mai.
11	Coupé 3 fois (6 mars, 14 avril, 11 mai), devient <i>sexué</i> . Fixé le 10 juin.
12	Coupé 1 fois (24 février), <i>mort</i> le 15 mars.
13	<i>Mort</i> le 6 mars.
14	<i>Mort</i> le 2 mars.
15	Coupé 4 fois (16 mars, 14 et 29 avril, 2 juin), devient <i>sexué</i> . Fixé le 13 juillet.
16	Coupé 16 fois (2, 16 et 31 mars, 20 avril, 18 et 31 mai, 3, 12 et 28 juin, 14 et 28 juillet, 16 août, 6 et 26 septembre, 26 octobre, 29 novembre), devient <i>sexué</i> le 24 janvier de l'année suivante.
17	Coupé 15 fois (26 février, 20 mars, 10 et 26 avril, 25 mai, 2 et 21 juin, 20 juillet, 9 et 22 août, 20 et 26 septembre, 2 et 29 novembre, 12 janvier), devient <i>sexué</i> le 17 mars de l'année suivante.
18	Coupé 8 fois (25 février, 9 et 20 mars, 20 avril, 4 et 18 mai, 8 et 21 juin), devient <i>sexué</i> . Fixé le 9 août.
19	Coupé 2 fois (3 et 18 mars), puis <i>perdu</i> accidentellement.
20	Coupé 4 fois (8 et 29 mars, 10 avril, 5 mai), devient <i>sexué</i> . Fixé le 10 juin.
21	Coupé 3 fois (15 et 20 mars, 10 avril), devient <i>sexué</i> . Fixé le 15 juin.
22	Coupé 5 fois (24 février, 15 mars, 10 et 29 avril, 28 mai), devient <i>sexué</i> . Fixé le 3 juillet.
23	Coupé 4 fois (3 et 20 mars, 10 avril, 8 mai), devient <i>sexué</i> . Fixé le 3 juillet.

scissiparité se reproduisent d'abord activement par scission, puis évoluent tôt ou tard vers la sexualité ⁽¹⁾.

Il est encore un point sur lequel je voudrais dire quelques mots : c'est la façon dont se fait le passage de l'état asexué à l'état sexué. VOIGT (1900) admet qu'il y a chez *Pol. cornuta*, d'abord, arrêt de la reproduction scissipare, puis développement des organes génitaux. C'est là une simple vue de l'esprit qui ne correspond nullement à la réalité. La multiplication asexuée ne s'arrête pas pour permettre le développement des organes génitaux ; les deux processus s'intriquent intimement l'un dans l'autre ; les gonades se développent pendant que l'animal continue à se couper ; il est rare, d'ailleurs, qu'en étudiant sur coupes minces un individu en reproduction scissipare, l'on ne trouve, au moins des ébauches d'ovaires et de testicules. Les glandes génitales étant suffisamment développées, la croissance des organes copulateurs (et musculo-glandulaires) se produit, dans la partie régénérée, exactement de la même façon que dans les expériences de section artificielle relatées plus haut (p. 463). L'animal étant devenu complètement sexué, la reproduction scissipare cesse. Cependant, chez les animaux produits par voie asexuée, le réflexe de scission subsiste très longtemps, et il n'est pas rare d'observer des divisions chez des animaux pourvus d'ébauches déjà assez avancées d'organes copulateurs. La scission se produit alors, soit en arrière des organes copulateurs et isole un tout petit fragment (n° 347 ; fig. 41-1), soit, en avant de la base du pharynx (n° 415 ; fig. 41-2), soit encore de façon tout à fait normale, en arrière du pharynx et en avant de l'appareil copulateur (n° 608 ; fig. 41-3). Ces observations sont intéressantes, car elles montrent : 1) que si les deux modes de reproduction sexué et asexué

(1) Chez les individus qui évoluent vers la sexualité ; l'appareil génital arrive-t-il à complet développement et devient-il capable de donner des cocons ? J'ai essayé de m'en assurer par des cultures. Le schéma de l'expérience à faire se présentait de la façon suivante : élever des individus asexués et à reproduction scissipare, attendre qu'ils évoluent vers la sexualité, et chercher à obtenir des cocons de ces animaux et aussi étudier le comportement des jeunes qui en sortent. J'ai tenté plusieurs fois cette longue expérience mais je n'ai jamais réussi à la mener à terme. J'ai obtenu souvent à partir d'individus scissipares des animaux complètement sexués, mais ils n'ont jamais pondu de cocons. 7 à 11 mois après le début de la culture, tous les individus se lacéraient ou se décomposaient (v. p. 498). Il est possible que cet échec soit en rapport avec les conditions de culture qui ne sont pas aussi favorables que l'habitat naturel.

ne coexistent pas, ce n'est point en raison de la présence des glandes génitales ou de l'appareil copulateur, mais du fait que le réflexe de la scission, pour des causes qui nous sont encore mal connues (voir paragraphe 3), est suspendu chez les individus sexués ; 2) que, contrairement aux animaux des catégories précédentes, le réflexe de la scission persiste ici très long-

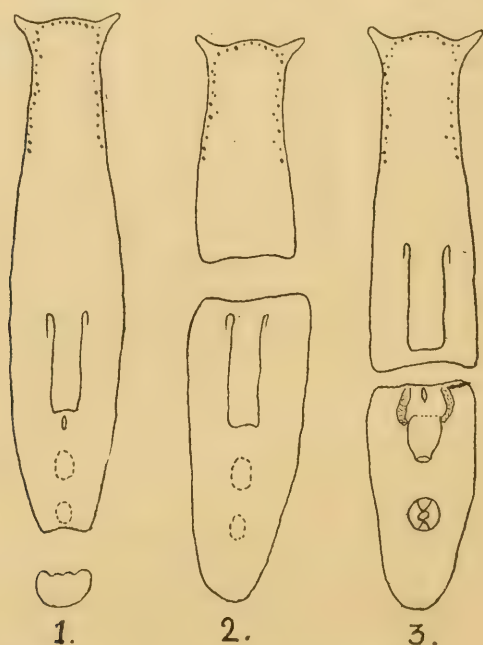


Fig. 41. — *Pol. cornuta* divisés et possédant des ébauches d'organes copulateurs. — 1. La scission a lieu en arrière de l'appareil copulateur. n° 347. — 2. La scission a lieu en avant du pharynx. n° 415. — 3. La scission se produit entre le pharynx et l'appareil copulateur ; celui-ci est complètement développé ; on reconnaît le pénis, les vésicules séminales et les organes musculo glandulaires. n° 608.

temps, et subsiste chez des individus possédant déjà des organes génitaux presque complètement formés (le cas du n° 608, où les organes copulateurs sont complètement développés, est particulièrement remarquable à cet égard). Ce fait montre la grande importance des facteurs héréditaires dans le déterminisme du mode de reproduction.

3. Cycle évolutif.

Les différents cas décrits dans le paragraphe précédent et s'appliquant spécialement à *Pol. cornuta* peuvent se rattacher à un même cycle évolutif; il n'y a qu'une *différence de degré dans la vitesse d'évolution*, différence qui relève de facteurs héréditaires. Pour les individus de la première catégorie, la vitesse d'évolution est très grande; la phase de reproduction asexuée est supprimée, et les animaux évoluent directement vers la sexualité (la durée de vie paraît assez courte; cf. paragraphe 8). Chez ceux de la seconde catégorie, l'évolution est ralentie; certains individus se coupent avant de devenir sexués⁽¹⁾; les organes génitaux se développent moins rapidement. Enfin, chez ceux de la troisième catégorie, la phase asexuée est très longue, et la sexualité ne se manifeste que fort tardivement.

Ce cycle évolutif n'est entièrement valable que pour *Pol. cornuta* (et partiellement, pour *Pl. alpina*, car les individus produits par voie agame, ne doivent donner que très rarement, chez cette espèce, des animaux sexués). Il n'y a pas d'alternances de générations, et les animaux qui ont donné des cocons, meurent mais ne repassent point par une phase asexuée (voir, paragraphe 8).

Mais le cycle évolutif paraît différent pour chaque espèce de Planaire, et il est impossible de formuler une règle générale. *Pl. maculata*, bien étudiée par CURTIS (1902) présente, au contraire, une alternance de générations sexuées et asexuées. Il semble qu'il en soit de même pour *Pl. agilis* et *Pl. morgani*, des Etats-Unis (STRINGER, 1918) et pour *Pl. graffi*, d'Australie (WEISS, 1910).

(1) C'est le cycle indiqué par VON GRAFF (1899, p. 242) pour *Dolichoplana feil-deni*, et par CURTIS (1902, p. 516) pour *Pl. maculata*; je l'ai vérifié pour *Pl. alpina* et *Pol. cornuta*. Je ne peux donc maintenant les conclusions que j'avais émises précédemment (1920 b; paragraphe 8).

4. Comparaison entre les deux catégories de jeunes.

J'ai recherché s'il existait entre les deux catégories de jeunes produits par voie asexuée et sexuée quelques différences d'ordre morphologique ou physiologique, corrélatives de leurs divergences évolutives.

Au point de vue morphologique, les jeunes sortis de cocons et les jeunes produits par scissiparité, se ressemblent beaucoup; ils sont caractérisés par l'extrême développement des branches intestinales qui remplissent presque tout le corps, et par la faible quantité de parenchyme qui ne forme que quelques minces travées entre les ramifications digestives. Chez les individus âgés, au contraire, le tube digestif est proportionnellement beaucoup moins développé; les espaces situés entre les ramifications intestinales sont remplies par un parenchyme abondant ou par les gonades quand l'animal est sexué. L'opposition existe entre individus jeunes et âgés, non entre les deux catégories de jeunes.

J'ai fait aussi une étude comparative des graisses et du glycogène chez les deux catégories de jeunes sans constater de différences appréciables; le glycogène est seulement plus abondant chez les animaux complètement sexués; il se dépose en particulier dans le vitellogène (où il se transformera ultérieurement pour donner la substance chitineuse qui entoure le cocon).

CHILD (1913 *a*, p. 190-191; 1914 *b*, p. 424) et son élève Miss HYMAN (1919, p. 400-401, qui ont étudié par diverses méthodes physiologiques une Planaire à deux modes de reproduction, *Pl. maculata*, n'ont constaté aucune différence entre les jeunes produits par voie sexuée et asexuée.

Il n'y a donc pas une opposition absolue entre les deux catégories de jeunes; il n'existe pas entre elles une différence de nature, mais seulement de degré, portant sur la vitesse d'évolution.

5. Opposition des deux modes de reproduction.

D'une façon très générale, les deux modes de reproduction, sexué et asexué, s'excluent réciproquement. Il n'a été signalé, à ma connaissance, que deux cas faisant exception, et encore l'un d'eux est-il douteux ⁽¹⁾. VON GRAFF (1899, p. 244) admet (sans, d'ailleurs, l'avoir observé directement) que, chez un Terricole, *Placocephalus semperi*, les deux modes de reproduction, sexué et asexué, peuvent coexister. D'autre part, *Pl. paramensis* pourrait, d'après FUHRMANN (1914), se couper tout en étant sexuée.

Ces faits demanderaient à être soigneusement étudiés, car, d'une façon très générale, non pas seulement chez les Planaires, mais dans tout le règne animal, il est extrêmement rare de voir coexister la reproduction sexuée et un mode de multiplication par division ou bourgeonnement. La seule exception ayant quelque généralité se rapporte aux phénomènes d'*épitoquie* ou *épigamie*, dont la signification est un peu spéciale.

Quelle est la raison de cette opposition entre les deux modes de reproduction ? Quelle est la cause qui les détermine à s'exclure réciproquement ? La solution de ce problème est encore mal débrouillée ; il se ramène, en somme, à la question suivante : pourquoi les individus sexués ne se coupent-ils pas ? J'avais dans une note préliminaire (VANDEL, 1919 b) attribué l'absence de scission chez les sexués à la présence des organes copulateurs dans le plan habituel de scission ; ces organes musculaires et résistants se seraient opposés à la rupture qui se produit habituellement dans cette région. J'avais cru en trouver une confirmation dans le fait que chez *Pl. paramensis* qui se coupe, tout en étant sexuée, le plan de division passe *en avant* du pharynx, et non en arrière (et, par suite au milieu de la région copulatrice) comme chez les autres Planaires. En fait, cette hypothèse simpliste ne résiste pas à une analyse quelque peu approfondie, et voici pourquoi :

(1) Il ne faut pas, bien entendu, comprendre dans cette catégorie les déchirures pathologiques qui se produisent chez les individus sexués et que j'ai signalées précédemment (p. 378) ; nous avons vu qu'elles n'avaient aucun rapport avec la reproduction asexuée normale.

a) J'ai décapité des individus sexués de *Pol. cornuta* et de *Pl. alpina*, et, comme je l'ai dit plus haut, je n'ai obtenu aucun résultat ; l'on n'assiste, même pas à l'ébauche d'une position de scission : si l'absence de scission était une simple conséquence de la résistance des tissus chez les individus sexués, l'on devrait assister à des positions de scission, destinées à avorter, mais cependant plus ou moins nettement ébauchées ; la position de scission ne serait pas suivie de division, en raison de la résistance de la région intermédiaire. En fait, le *réflexe de la scission* ne se produit pas chez les individus sexués et décapités ; il a disparu chez les individus sexués.

b) Les jeunes sortis de cocons, et encore dépourvus d'organes copulateurs, se comportent, comme nous l'avons vu, de façons assez différentes : les uns se coupent ; d'autres (et, c'est la majorité) ne se divisent jamais, quoiqu'à ce moment la résistance des tissus soit très faible et tout à fait comparable à celle des animaux asexués scissipares :

D'autre part, nous avons mentionné au paragraphe 2 de ce chapitre, la persistance du réflexe de scission chez les individus issus de fragments de scissiparité et devenant sexués ; des individus possédant des organes copulateurs déjà très développés continuent à se couper (le cas du n° 608 (fig. 41) est particulièrement remarquable à cet égard).

La raison qui empêche les individus sexués de se couper n'est donc pas la plus grande résistance des tissus ni la présence d'organes copulateurs.

La véritable cause qui oppose les deux modes de reproduction est, d'ailleurs, mal connue jusqu'ici. Nous ne pouvons guère formuler, de façon précise, que les deux conclusions suivantes :

a) *La reproduction asexuée est liée à une structure indifférenciée ; la reproduction sexuée est corrélatrice d'un maximum de différenciation.*

b) *L'état sexué ne fait pas disparaître, de façon définitive, le réflexe de scission ; il ne fait que l'inhiber provisoirement. Ce réflexe persiste toujours à l'état latent, et, on peut le mettre, à nouveau, en évidence par divers artifices.*

Le cycle évolutif de *Pl. maculata* [CURTIS (1902) et CHILD (1915, p. 386)], avec ses alternances de générations sexuées et

asexuées constitue une preuve très nette des propositions énoncées ci-dessus. Mais même, *Pol. cornuta* qui ne présente pas normalement d'alternances de génération m'a fourni aussi des faits intéressants.

Nous avons vu au chapitre III, qu'un petit fragment de Planaire *sexuée* subissait des processus de régulation, de refonte qui provoquaient la disparition des gonades ; le fragment ainsi transformé donne une petite Planaire complètement asexuée ; or, de telles Planaires sont capables de se couper. J'en ai observé des exemples très nets au cours d'une expérience qui se proposait, d'ailleurs, un tout autre but ; il s'agit d'une expérience de régénération des glandes génitales que j'ai déjà signalée précédemment (p. 445). Le 5 août, je coupe 10 individus *sexués* de *Pol. cornuta* juste en avant des ovaires, et je mets en culture les parties céphaliques ; 6 pièces régénèrent et donnent de petites Planaires complètement asexuées.

Le 26 septembre une Planaire, classée n° 0, se coupe ; elle est fixée.				
Le 25 octobre	—	n° 1,	—	; devient <i>sexuée</i> le 10 décembre.
Le 25 octobre	—	n° 2,	—	; se recoupe une seconde fois le 10 novembre : devient <i>sexuée</i> le 13 décembre.
Le 27 octobre	—	n° 3,	—	; se recoupe une seconde fois le 20 octobre ; devient <i>sexuée</i> le 13 décembre.
Le 28 octobre	—	n° 4,	—	; morte le 3 décembre.
Le 4 novembre	—	n° 5,	—	; devient <i>sexuée</i> le 10 décembre.

Ces observations montrent que des animaux sexués et qui ne se coupent pas, peuvent se diviser, si par un artifice quelconque (en l'occurrence, régulation suivant la régénération) on les ramène à un état indifférencié. On a pu, artificiellement, faire parcourir à ces animaux qui, normalement, étaient au bout de leur cycle, un nouveau cycle évolutif comprenant une phase asexuée et une phase sexuée.

Voici encore un autre exemple analogue : un individu complètement sexué de *Pol. cornuta* est sectionné, le 24 novembre 1919, entre la bouche et l'appareil copulateur ; le fragment postérieur est cultivé ; les organes copulateurs dégénèrent, comme nous l'avons décrit en détail au chapitre III. Ce fragment donne ainsi une petite Planaire complètement asexuée ; elle se coupe, de façon normale, le 10 janvier 1920. Là encore, on a fait réapparaître le processus de scission qui était masqué chez l'individu sexué.

J'ai essayé aussi d'obtenir des résultats analogues en affamant les animaux ; la faim, comme l'ont montré les expériences de E. SCHULTZ, STOPPENBRINK, BERNINGER, fait disparaître, à l'exemple de la régulation, les gonades et ramène les animaux à un état asexué et peu différencié. Je n'ai pas obtenu de résultats par cette méthode : les animaux affamés pendant plusieurs mois, puis nourris à nouveau sont redevenus lentement sexués, sans s'être coupés. Cet échec tient peut-être au trop petit nombre de cultures et à la durée insuffisante de la privation de nourriture ; il ne paraît pas impossible d'obtenir un résultat positif en reprenant des expériences sur une plus vaste échelle.

Quoiqu'il en soit, il paraît bien établi que le réflexe de la scission est foncièrement établi chez l'espèce ; il est masqué chez les individus sexués, mais persiste cependant à l'état latent, et il peut se manifester si, par un détour, on ramène l'individu à un état indifférencié. Ce que nous ignorons jusqu'ici, c'est pourquoi, au juste, le réflexe de la scission (réflexe rythmique et périodique, comme nous l'avons vu) est suspendu quand l'animal devient sexué. On ne peut invoquer une action des gonades, car la plupart des animaux « asexués » qui se coupent, possèdent, comme nous l'avons dit, des ébauches plus ou moins développées d'ovaires et de testicules.

6. Action des facteurs externes sur le cycle évolutif.

L'étude, dans la nature, des Planaires et de leurs modes de reproduction différents suivant les stations, conduit presque inévitablement à attribuer aux facteurs externes, la température en particulier, une action prépondérante dans le détermi-

nisme des différents phases du cycle évolutif. Une température basse permettrait la reproduction sexuée ; une température plus élevée déterminerait la multiplication asexuée. C'est l'opinion formulée par THIENEMANN (1906) pour *Pl. alpina*, par VOIGT (1900) pour *Pol. cornuta*, et celle que j'avais, moi-même, soutenue dans une note préliminaire (VANDEL, 1919 b).

En fait, cette hypothèse n'est que le résultat d'une conception un peu simpliste et superficielle de ces phénomènes si profondément complexes. Le mode de reproduction est déterminé fondamentalement, comme nous l'avons vu, par des facteurs héréditaires ; les facteurs externes, comme la température, ne font qu'influencer le cycle évolutif en accélérant ou en retardant telle ou telle phase ; mais ils ne le déterminent essentiellement en aucune façon.

Nous allons montrer, à la lumière des résultats précédemment acquis, comment il est possible de rendre compte des diverses modalités qui se rencontrent dans la nature. Mes observations ont été faites principalement dans le Jura, accessoirement dans d'autres régions.

Plusieurs sources très froides ont une température, qui même en été, ne dépasse pas 7 à 8°. Or, nous avons vu qu'au-dessous de cette température, les processus de scission sont suspendus ; on ne trouvera donc dans ces sources que des individus se reproduisant par voie sexuée. Telles sont plusieurs sources des environs de Pontarlier qui renferment des colonies exclusivement sexuées de *Pl. alpina* : source de la ferme de l'Étang (8-8°5), Malbuisson (7-8°), Boujeons (6°5), Jougne (6°), Le Brassus, en Suisse (5°), etc. ; et pour *Pol. cornuta*, Vaux (5-7°), Mouthe (6-7°), etc.

Mais l'eau, tout en étant très froide dans la source elle-même, se réchauffe généralement, en été, vers le bas du ruisseau. Les processus de scission peuvent alors se manifester dans la région aval ; de ces conditions variées, résulte une stratification dans le mode de reproduction que j'avais déjà signalée dans mon premier travail (VANDEL, 1919 a) ; dans la source elle-même, il n'existe que des sexués ; plus bas, on rencontre des individus à reproduction scissipare ; cet échelonnement est bien net dans certains ruisseaux de Malbuisson peuplés de *Pl. alpina*.

De nombreuses sources du Jura ont été partiellement captées pour alimenter des abreuvoirs. L'eau, avant de s'écouler dans le ruisseau, séjourne dans un bassin où elle se réchauffe fortement en été. Ces transformations entraînent corrélativement un changement du mode de reproduction; la multiplication asexuée prédomine dans les sources ainsi modifiées. Il sera possible à chacun de faire des observations analogues dans des régions différentes.

Quand la multiplication asexuée est très active (comme cela a lieu vers la température optima de scission), l'évolution vers la sexualité est généralement suspendue; cet antagonisme que j'ai pu constater très nettement dans plusieurs cultures, s'explique aisément. Les individus qui se divisent fréquemment (et surtout ceux qui se coupent en avant du pharynx, comme cela a justement lieu quand la scission est fréquente; voir p. 385) sont le siège de phénomènes de régénération considérables; mais la régénération s'accompagne comme nous l'avons au chapitre III, de phénomènes de réduction, d'autant plus intenses que la régénération est elle-même plus étendue et plus fréquente; ces processus de réduction ont pour conséquence d'empêcher le développement des gonades. Chez les individus qui ne se divisent qu'à de longs intervalles (comme cela a lieu à basse température), les glandes génitales peuvent au contraire se développer aisément. Aussi les individus asexués qui évoluent vers la sexualité sont-ils beaucoup moins nombreux en été qu'en hiver (voir les deux dernières colonnes du tableau III); il ne faut pas voir là une action directe de la température sur le développement des gonades, mais simplement une résultante de l'accélération du rythme de la scission et des processus de régulation qui en sont une conséquence.

Cette observation constitue, à mon avis, un excellent exemple de la façon dont on peut comprendre l'action des facteurs externes sur les phénomènes vitaux: les facteurs externes accélèrent, retardent ou même inhibent complètement les réactions physiologique; ils créent par là, ainsi que par l'interaction des différents processus entre eux, des aspects divers; mais ceux-ci ne sont pas réellement leur œuvre; les conditions externes ne font que déclencher des réactions déterminées fondamentalement par la constitution héréditaire de l'individu, par son génotype.

D'ailleurs la seule étude dans la nature, si tant est qu'on la poursuive de façon quelque peu approfondie, conduit à des conclusions identiques. De nombreux cas seraient tout à fait inexplicables par la seule intervention des facteurs externes ; il faut toujours avoir recours aux facteurs héréditaires.

Un ruisseau près de Saint-Remy-lès-Chevreuse (Seine-et-Oise) qui, en été, à une température de 14° à 15°, ne renferme exclusivement que des sexués ; il en est de même d'un ruisseau de la forêt de Perseigne (Sarthe) où le 9 juillet 1921, par une température de 15°, je n'ai trouvé que des sexués. Il s'agit là de colonies sexuées, chez qui le processus de scission ne semble pas s'être installé ou du moins ne joue qu'un rôle secondaire. *Pol. cornuta viganensis*, de Montpellier, qui vit dans les ruisseaux chauds, ne se reproduit pas non plus, semble-t-il, par division ; ni Dugès, ni moi n'avons constaté de scission chez cette variété. Ce n'est donc pas évidemment la température qui détermine la scission ; il faut que le réflexe de scission soit inscrit dans le patrimoine héréditaire de l'individu.

D'autres cas très nets se rapportent à *Pl. alpina* chez qui, comme nous l'avons vu, la régénération des glandes génitales paraît difficile. J'ai observé dans le Jura, de nombreuses colonies entièrement asexuées et qui sont comparables à celles que THIENEMANN (1906) a observées à Rügen. Ces colonies se reconnaissent, d'emblée, au très grand nombre d'individus ⁽¹⁾, à leur petite taille, à leur partie postérieure souvent tronçonnée, et à l'aspect bicolore de beaucoup d'entre eux (voir p. 423). Ces colonies restent asexuées toute l'année, et ne renferment pas de sexués, même en hiver où la température est très basse.

Je citerai à titre d'exemple la région aval d'un ruisseau près de Malbuisson (Doubs) ; je donne ci-dessous le résumé de mes observations :

30 mars 1918.	Temp.	5°.	Très nombreux individus ; tous asexués.
1er août 1918.	—	10°.	—
26 sept. 1918.	—	7°½.	—
31 oct. 1918.	—	3°.	—
6 avril 1920.	—	6°.	—
16 août 1920.	—	12°.	—

⁽¹⁾ La multiplication asexuée produit des animaux aptes à se reproduire très rapidement ; l'évolution des sexués est, au contraire, beaucoup plus longue. De là, la différence numérique entre les colonies sexuées et asexuées.

Ainsi pendant toute l'année, et quelle que soit la température cette colonie reste complètement asexuée. L'action des conditions externes ne suffit pas à expliquer l'asexualité permanente de ces colonies; pour en rendre compte, il faut se rappeler ce que nous avons dit plus haut sur les facteurs héréditaires et la difficulté de la régénération des gonades chez cette espèce.

L'interprétation que je viens de donner de l'action des facteurs externes ne vaut pas que pour les Planaires. Elle s'applique, je crois, à tous les cycles où se succèdent des générations sexuées et asexuées, à œufs parthénogénétiques ou fécondables, etc.

Je n'en veux citer que deux exemples :

Les représentants des deux familles de Rhabdocèles : *Catenulidae* et *Microstomidae* se reproduisent, à l'ordinaire, par voie asexuée, et, les individus pourvus de glandes génitales n'apparaissent qu'assez rarement. Le déterminisme du mode de reproduction paraît fort compliqué. E. SEKERA qui est, à l'heure actuelle l'un des meilleurs connaisseurs de Turbellariés, et, qui depuis près de quarante ans n'a cessé d'observer ces animaux, vient, dans un travail récent (1917) de nous apporter des données tout à fait intéressantes sur ce difficile problème. Il a montré, en particulier, que chez *Microstomum lineare* et *M. giganteum*, la formation des organes génitaux est tout à fait indépendante des conditions climatiques et se produit régulièrement chez les individus bien nourris.

Les Annélides du genre *Salmacina* présentent également un double mode de reproduction, sexué et asexué. Dans une note récente (1920), MALAQUIN qui étudie depuis fort longtemps ces animaux, constate que les deux modes de reproduction se manifestent et évoluent chez des individus différents, mais à la même époque et chez des vers habitant les mêmes touffes de tubes, et par suite soumis à des conditions identiques. « Il résulte de ces faits — conclut l'auteur — que le déterminisme des deux modes de reproduction n'est pas lié aussi étroitement qu'on le suppose, soit à la composition du milieu, soit à l'influence de l'alimentation, soit enfin à la température. Les conditions générales : milieu, alimentation, température, influencent à la fois les reproductions asexuées et sexuées, mais on doit rechercher ailleurs les causes déterminantes de l'un ou de l'autre mode

de la reproduction, et ces causes résident vraisemblablement, chez les Annélides en question, dans des corrélations fonctionnelles de l'organisme ».

7. Signification et rôle de la fécondation.

Il est probable que plusieurs espèces de Planaires peuvent se multiplier indéfiniment par scission. J'ai cultivé pendant 18 mois et 13 générations des *Pol. cornuta* exclusivement scissipares, sans remarquer le moindre signe de dégénérescence. Ce nombre de générations est relativement restreint; mais, il existe des stations où *Pol. cornuta* et *Pl. alpina* se reproduisent exclusivement par voie asexuée, et cela, très probablement, depuis fort longtemps. Enfin, *Pl. subtentaculata*, en Europe, *Pl. dorotocephala* et *velata*, en Amérique (et probablement, beaucoup d'autres espèces exotiques encore mal connues) ont perdu totalement, ou à peu près, la faculté de se reproduire sexuellement.

Le nombre des organismes qui se multiplient exclusivement par voie asexuée est assez considérable. Les phénomènes sexuels sont inconnus chez beaucoup d'algues: *Chrysomonadines* (*Chromulinaceæ*, *Hymenomonadaceæ*, *Ochromonadaceæ*), les *Scenedesmacæ*, les *Botrydiaceæ*, les *Caulerpa* etc. M. HARTMANN (1917) a cultivé pendant deux ans et demi et 330 générations des *Eudorinae legans* exclusivement par voie asexuée et pense qu'on peut cultiver indéfiniment cette algue de cette façon. Parmi les Phanérogames, les exemples ne manquent pas non plus: *Wolffia arhiza* ne fleurit jamais en Europe, et se reproduit exclusivement par voie asexuée; beaucoup de plantes ne se multiplient guère que par boutures: Vigne, Houblon, Saules, Peupliers, Canne à Sucre, Roseau (*Arundo phragmites*), Bananier, Ananas, Arbre à pain (*Artocarpus incisa*), Patate (*Ipomœa batatas*) etc.

On peut aussi en citer plusieurs cas dans le règne animal. Certains polypiers se reproduisent presque exclusivement par voie asexuée: *Schizocyathus fissilis* (GRAYIER, 1915). MAUPAS (œuvres posthumes, 1919), a cultivé pendant plusieurs années, et exclusivement par voie agame, des Oligochètes limicoles, sans voir

apparaître ni phénomènes sexuels, ni dégénérescence. Les *Lumbriculus* et les *Ctenodrilus* semblent bien aussi pouvoir se reproduire indéfiniment par voie asexuée.

Il semble donc que la reproduction par agomogenèse puisse, dans certains cas, se perpétuer indéfiniment.

Ces observations auxquelles il faudrait joindre les faits d'auto-fécondation, de consanguinité, de parthénogenèse, etc., montrent que la fécondation croisée n'est pas une condition indispensable au maintien de l'espèce. Elles ne permettent pas d'accepter, dans leur entier tout au moins, les théories de la fécondation proposées jusqu'ici : soit que l'on voit en celle-ci une cause de rajeunissement (BÜTSCHLI, ENGELMANN, VAN BENEDEX, MAUPAS, CALKINS), soit, au contraire, un processus qui assure la combinaison des caractères héréditaires et constitue ainsi la source de la variation, et rend possible l'adaptation aux nouvelles conditions de vie (DARWIN, WEISMANN, CASTLE, JENNINGS) ⁽¹⁾.

La signification totale et complète de la fécondation nous échappe donc jusqu'ici. Cependant, comme je l'ai dit dans l'introduction, il me paraît difficile d'admettre que ce processus si général ne corresponde pas à quelque réalité profonde et fondamentale. Si la fécondation qui n'est même pas en rapport direct avec la multiplication (comme cela se voit nettement chez les Protistes) était simplement un processus inutile, voire nuisible, il y aurait longtemps qu'elle aurait été éliminée par la sélection. Mais, bien au contraire, la fécondation se retrouve dans toute la série des organismes, se présentant sous des aspects divers, mais conservant néanmoins ses caractères fondamentaux ; et la nature, loin de l'éliminer, emploie pour la faire aboutir des moyens parfois extraordinairement compliqués. Le déterminisme et le rôle de la fécondation nous sont encore inconnus. Ils sont masqués chez les organismes supérieurs par toutes sortes de processus accessoires, et ce sont

(1) La fécondation est souvent une source certaine de variation ; mais elle n'est pas la seule. On connaît des variations importantes dans les lignées purement parthénogénétiques : *Hieracium*, *Taraxacum*, *Alchemilla* (BLARINGHEM, 1909), Daphnies et Bosmines pélagiques, *Diflugia* (JENNINGS, 1916), etc. Quelques auteurs prétendent, au contraire, que l'amphimixie, loin de provoquer la variation, la réduit considérablement et assure la stabilité de l'espèce (voir en particulier, WALTON, 1915).

peut-être les Protistes les plus inférieurs, chez qui la sexualité se présente avec ses caractères les plus simples, qui nous fourniront, mieux que les organismes compliqués, la solution du problème.

8. Vieillessement et rajeunissement

La fécondation n'est donc pas indispensable au maintien de l'espèce; il faut, en conséquence, que dans les autres modes de reproduction, dans la multiplication asexuée, en particulier, il y ait, dans la suite des générations, un mécanisme qui assure le rajeunissement des organismes et les préserve de la sénilité et de la mort. Nous sommes ainsi amenés tout naturellement à étudier les questions de rajeunissement et de vieillissement (de sénescence, comme disent les Américains). Nous arriverons à la conclusion que le mécanisme du rajeunissement peut se produire, non seulement en dehors de la reproduction sexuée, mais en dehors de toute reproduction.

Si nous avons quelques données sur le vieillissement des Vertébrés, et surtout des Vertébrés supérieurs, nos connaissances sont à peu près nulles en ce qui concerne celui des Invertébrés. Nous savons fort peu de choses sur la durée de vie de ces organismes, et encore moins sur les conditions et les causes de la sénescence; conditions qui doivent être très diverses et à coup sûr très différentes de celles que l'on rencontre chez les Vertébrés. Relativement à la première question, on trouvera quelques indications dans les études de WEISMANN (1881), de KORSCHULT (1906), de CUÉNOT (1921, p. 544); on constatera dans ces listes l'absence totale de renseignements relatifs aux Planaires. WILHELM (1909, p. 95) avoue : « Über die normale Lebensdauer der See- (und Süßwasser-) tricliden liegen keine Untersuchungen vor....darf, aber, eine immerhin beträchtliche Lebensdauer der Seetricliden (von mindestens einigen Jahren) angenommen werden. » CHILD a publié de nombreux articles et un volume de plus de 400 pages sur les processus de rajeunissement et de sénescence; ses recherches ont porté spécialement sur les Planaires; cependant, on cherchera en vain dans ses travaux quelque renseignement positif sur les processus de sénilité dans ce groupe d'animaux.

Les données que je possède sur la durée de vie et le vieillissement des Planaires se rapportent à trois séries de cultures :

a) Le 14 janvier 1919, je récoltai dans un ruisseau du bois de Boulogne, près Paris, un lot de *Pl. polychroa*, déjà adultes, et qui se sont mis à pondre aussitôt des cocons. Au bout de quelque temps, il ne restait plus que quatre individus, répartis en deux paires : une paire comprenait des animaux colorés en noir foncé ; l'autre était formée d'individus un peu plus grands et de couleur jauné clair ; ces individus appartenaient, je crois, à la même espèce ; il faut cependant noter que les individus de même couleur s'accouplèrent toujours entre eux et non avec ceux de l'autre paire. Ces animaux ont pondu de nombreux cocons dont la liste a été consignée dans le tableau VII. Arrivons en juillet 1921 (c'est-à-dire 2 ans 1/2 après le début de la culture) ; les individus noirs et jaunes pondent les uns et les autres de nombreux cocons ; le 14 juillet, je note que les individus noirs ont pondu un cocon et sont accouplés ; le 16 juillet, au matin, ces deux exemplaires paraissent malades ; le pigment noir, au lieu d'être réparti uniformément se dispose en traînées longitudinales, ce qui donne à l'animal un aspect rayé des plus curieux ; à midi, l'un des animaux est complètement décomposé ; quant à l'autre qui commence à diffuser par sa partie postérieure, je le fixe. Je constate des phénomènes de dégénérescence assez intenses, en particulier dans le vitellogène. S'agit-il là d'une mort naturelle, se produisant donc en pleine activité sexuelle, ou cette décomposition est-elle due à une cause externe, par exemple la trop haute température qui régnait alors dans l'aquarium ? Je ne sais.

Quant aux individus jaunes, l'un s'est décomposé le 21 octobre 1921 ; l'autre vit encore au moment où j'écris ces lignes (novembre 1921). Ces données sont évidemment assez incomplètes puisque l'âge des animaux au moment de la capture était totalement inconnu, et, que d'autre part, il se peut que la mort soit due à de mauvaises conditions de culture.

Ces observations montrent, en tout cas, que ces Planaires peuvent vivre plusieurs années, et présentent un cycle annuel de reproduction que nous avons signalé précédemment.

b) Le second exemple se rapporte à une culture de *Pol. cor-*

nuta. Plusieurs cocons sont récoltés en mars-avril 1920 près de Saint-Rémy-lès-Chevreuse (Seine-et-Oise); 4 cocons font éclosion respectivement les 17 avril, 11, 18 et 27 mai. Il en sort, au total, une cinquantaine de jeunes. Ces individus présentent les premières ébauches des organes copulateurs en juin-juillet. Par suite de la haute température, un assez grand nombre d'individus se décomposent; le 19 août, il ne reste plus que 21 individus. Deux mois plus tard, commence la ponte des cocons; le premier cocon est pondu le 26 octobre. Du 26 octobre 1920 au 4 janvier 1921, cette culture me donne 12 cocons. Mais, à partir du 5 novembre, les animaux de cette culture présentent un grand nombre de déchirures pathologiques tout à fait analogues à celles que j'ai décrites, p. 378. Tantôt un orifice se perce au milieu du corps, s'élargit et sépare deux fragments qui dégènèrent; tantôt c'est une encoche latérale qui se creuse et aboutit au même résultat. Ces processus intéressent aussi bien la tête que la partie postérieure, ou le milieu du corps. Tous les individus de la culture se sont ainsi successivement lacérés, et le 20 janvier, il ne restait plus qu'un individu intact que j'ai fixé pour l'étude: il était complètement sexué, mais sans altération pathologique reconnaissable.

Il est impossible d'attribuer ces phénomènes à de mauvaises conditions, car ils se sont produits justement à un moment où la température était basse (8 à 11°) et l'aération très suffisante. Des individus asexués cultivés exactement dans les mêmes conditions n'ont nullement présenté de telles altérations. Je vois dans ces lacérations ou déchirures suivies, en général, de décomposition, une manifestation de la sénescence; nous verrons plus loin qu'elle est corrélative d'un état d'extrême différenciation. Au premier abord, cette assimilation de ces déchirures ou lacérations à des marques de sénilité peut paraître bizarre; cela tient à ce que, malgré nous, nous nous représentons la vieillesse par les caractères qu'elle présente chez les Vertébrés, l'Homme en particulier, alors qu'en fait, les processus de sénescence sont certainement extrêmement différents chez les Invertébrés.

Il paraît bien établi par ces observations que le cycle sexuel de *Pol. cornuta* ne dure qu'une année; et il semble qu'il ne se produit qu'une seule fois, et non plusieurs comme chez *Pl. poly-*

chroa (p. 442), *Pl. gonocephala* (STOPPENBRINK, 1904, 1905), et *Pl. torca* (MATTIESEN, 1904). Il semble qu'après avoir pondu un petit nombre de cocons (un ou deux) l'animal meurt. Il en serait de même pour *Dendrocoelum lacteum* d'après IJIMA (1884). Les conditions sont-elles les mêmes dans la nature ? Il est difficile de le prouver.

c) Les conclusions précédentes sont renforcées par les observations suivantes : j'ai déjà dit (p. 481, en note) qu'il m'a été impossible d'obtenir des cocons à partir d'individus primitivement asexués et qui ont évolué ultérieurement vers la sexualité. Et, voici pourquoi : les individus asexués sont extrêmement résistants, et, pendant la phase agamogénétique, la mortalité est presque nulle ; mais dès qu'ils ont atteint la maturité génitale, ils présentent pour la plupart des lacérations et déchirures analogues à celles que j'ai signalées précédemment. J'en citerai deux exemples. J'isole le 10 janvier 1920, un fragment produit par scissiparité (n° 3.1). Ce fragment se transforme en une petite Planaire asexuée qui se coupe 12 fois (la première fois le 25 février, la dernière le 16 septembre). Lors de la dernière scission l'animal présente déjà des ébauches d'organes copulateurs. Fin septembre, il est nettement sexué. Le 6 décembre, il présente une échancrure à la partie supérieure du corps, elle s'élargit, les jours suivants, et le 10 décembre l'animal est presque complètement séparé en deux parties. Je le fixe, et constate qu'il est parfaitement sexué et bourré de vitellogène. Le cas du n° 3.5 est très analogue ; cet individu est produit par scissiparité le 10 janvier. Il se transforme en une Planaire asexuée qui se divise 12 fois (la première fois le 1^{er} mars, la dernière le 13 septembre) ; le 16 octobre, je note que cet animal évolue vers la sexualité ; le 6 décembre cet individu paraît malade, se lacère et je le trouve décomposé le 9 décembre. Je pourrais encore signaler plusieurs cas semblables, mais ce serait allonger une liste fastidieuse sans apporter aucun fait nouveau.

Je considère donc comme bien établis les faits suivants : les Planaires asexuées sont très résistantes ; la mortalité dans les cultures est extrêmement faible ; quand ces animaux meurent (par suite d'une trop grande élévation de température, par exemple), ils se décomposent rapidement, mais ne présentent

pas de lacérations ou échancrures d'aucune sorte. Lorsque ces animaux deviennent sexués, la plupart sont le siège de déchirures qui provoquent, en général, la mort de l'individu. Je considère que ces lacérations représentent des processus de vieillissement : ils sont en rapport avec l'état très différencié de l'organisme, et en particulier avec l'élaboration du vitellogène. Il est, en effet, très remarquable de constater que tous les individus qui se lacèrent sont abondamment bourrés de vitellogène ; je note cette corrélation sans qu'il me soit possible de préciser, au juste, quel est le rapport entre ces deux phénomènes. S'agit-il là de quelque transformation interne, ou cette accumulation de vitellogène rend-elle l'animal plus sensible aux actions extérieures ? Je ne sais.

Les cas de lacération signalés chez les Planaires par nombre d'auteurs (voir p. 378) ne sont probablement que des cas de sénescence qu'ils n'ont pas su interpréter. Ces processus qui sont activés par les mauvaises conditions (haute température, aération insuffisante, etc.) sont d'une nature si spéciale qu'il est difficile d'en comprendre la signification au premier abord ; et ce n'est qu'à la suite de longues cultures que je suis arrivé à l'interprétation précédente qui me paraît la plus satisfaisante.

Le début de ce paragraphe a été consacré aux faits et expériences ; il nous faut maintenant les interpréter, et examiner la façon dont ils s'accordent avec les diverses théories proposées ; il faudra aussi nous efforcer de comprendre en quoi consiste le rajeunissement et rechercher s'il est lié ou non à un mode spécial de reproduction, ou même à toute reproduction.

Les théories relatives au vieillissement et à la mort sont nombreuses, et je n'ai pas l'intention de les discuter ici en détail :

WEISMANN (1881) considère la mort comme un phénomène d'adaptation, et suppose que la durée de la vie est réglée par les conditions de vie et de reproduction. Les théories ultérieures se sont placées généralement sur un terrain plus physiologique : METCHNIKOFF (1902) se fondant, d'ailleurs, presque exclusivement sur des recherches ayant trait aux Vertébrés, admet que la sénilité est une conséquence des processus d'intoxication résultant principalement des toxines mises en liberté par les innombrables bactéries du gros intestin. LOEB (1908)

rejette les théories généralement adoptées et leur adresse des critiques peu justifiées, semble-t-il. Des expériences sur des œufs d'Oursins soumis à des températures élevées le conduisent à supposer que la mort résulte de la destruction de certaines substances spécifiques ; mais ses observations sont assez peu probantes [voir, en particulier, la critique de CHILD (1913, p. 309)], et sa théorie montre surtout le besoin qu'éprouve le grand physiologiste américain de donner pour tous les phénomènes vitaux une explication purement chimique.

Enfin, il est une dernière théorie sur laquelle j'insisterai un peu plus longuement, car elle me semble de beaucoup la plus satisfaisante, et que les faits que j'ai observés chez les Planaires la confirment entièrement. Elle voit dans le vieillissement une conséquence de la différenciation ; inversement, le rajeunissement pourrait se produire quand il y aurait dédifférenciation de l'organisme. Cette théorie n'est pas nouvelle : elle a déjà été nettement exprimée en 1851 par le botaniste Alexander BRAUX ; il est, le premier, je crois, qui ait établi que le rajeunissement des organismes était possible en dehors de toute reproduction, et était une conséquence de la dédifférenciation ; il l'exprime en ces termes à la page 5 de son travail : « Die Verjüngung erscheint uns zunächst als ein Zurückgehen auf einen früheren Lebenszustand, wodurch ein Ausgangspunkt erneuerten Fortschrittes gewonnen wird ». Cette théorie a été appliquée au règne animal et complétée et amplifiée par GOETTE (1883), E. SCHULTZ (1903), MINOT (1908) et récemment par CHILD (voir, en particulier son ouvrage d'ensemble paru en 1913). La sénescence est une conséquence de la différenciation ; chez les animaux supérieurs, elle aboutit fatalement à la mort, par suite du faible pouvoir de réversion des cellules ; chez nombre d'Invertébrés, au contraire, la dédifférenciation peut être poussée fort loin ; elle provoque alors un rajeunissement de l'organisme.

Cette théorie rend fort bien compte des faits observés chez des Planaires : grande résistance des individus asexués peu différenciés ; décomposition des animaux sexués parvenus au maximum de différenciation. Elle permet de comprendre comment, chez les Planaires, et chez d'autres groupes, la reproduction asexuée peut se maintenir indéfiniment, sans qu'il y ait

jamais intervention de la fécondation. L'une des conséquences les plus intéressantes de la théorie, mais qui est encore loin d'avoir été mise en pleine lumière, est de montrer que le rajeunissement est parfois indépendant de toute reproduction. CHILD a établi que l'inanition qui, chez les Planaires fait disparaître les gonades et ramène l'animal à un état asexué, peu différencié, s'accompagnait d'un véritable rajeunissement et permettait à l'animal de parcourir à nouveau un autre cycle; un individu partiellement affamé serait pour ainsi dire immortel. Les quelques expériences que j'ai faites confirment ces conclusions; les Planaires affamées sont beaucoup plus résistantes que les témoins sexués.

L'enkystement de *Pl. velata*, étudié par CHILD (1913 *b*, 1914 *a*) est tout à fait indépendant de la reproduction, mais il provoque un rajeunissement de l'organisme.

Quand l'attention aura été attirée sur ces phénomènes, il est probable qu'on en trouvera beaucoup d'autres exemples; les quelques faits que je signale ci-dessous semblent bien indiquer qu'ils ne doivent pas être rares.

J. MURRAY (1907) a décrit avec soin l'enkystement d'un Tardigrade, *Macrobiotus dispar*; cet enkystement s'accompagne d'une régression de tous les organes; au bout d'une semaine, l'animal est transformé en une masse amorphe, sans structure; il s'édifie ensuite à partir de cette masse, un nouvel animal qui émergera ultérieurement du kyste. Il s'agit là d'un processus de dédifférenciation qui est peut-être accompagné de rajeunissement, quoique l'auteur n'ait point porté son attention sur ce point (1).

HICKERNELL (1914, 1917) a étudié l'enkystement d'un Rotifère, *Philodina roseola*; l'enkystement qui se produit sous l'action de la dessiccation, provoque des changements notables dans la structure des noyaux (disparition du caryosome, épaississement de la membrane nucléaire, etc.); l'enkystement est suivi d'un accroissement de la reproduction; il y a là très probablement

(1) Des phénomènes de dédifférenciation analogues, mais d'une signification probablement différente sont connus chez la nymphe hypopiale de certains Acaïiens, du genre *Tyroglyphus* (MICHAEL, 1901, p. 168-170), chez les nymphes des mâles de Coccides (O. SCHMIDT, 1885; WITLACZIL, 1886), le nauplius des Monstrilides (MALAQUIN, 1901), la larve kentrogone de la Sacculine (DELAGE, 1884).

un processus de rajeunissement indépendant de la reproduction.

CALKINS (1916) voit aussi dans l'enkystement des Infusoires, un mode de rajeunissement.

Ces processus ne sont pas non plus inconnus chez les Végétaux; sans reprendre les vieux exemples d'A. BRAUN, on peut citer le Myxomycète, *Badhamia utricularis*, étudié récemment par JAHN (1920), qui se rajeunit périodiquement par dessiccation.

Quoique ces faits soient encore peu nombreux et que leur signification profonde n'ait presque jamais été dégagée ils rendent vraisemblable l'existence très générale des processus de rajeunissement; ce rajeunissement se produit par les moyens les plus variés, mais il est toujours en rapport avec une différenciation, un retour de l'organisme à un état plus simple.

Cette théorie qui voit dans la différenciation une cause de sénescence, et dans la différenciation un moyen de rajeunissement, me paraît donc renfermer une très grande part de vérité. Elle nous permet, encore que nous soyons mal fixés sur le mécanisme intime des processus mis en jeu, d'expliquer les phénomènes de rajeunissement qui se produisent chez les Invertébrés, et qui bouleversent toutes les anciennes conceptions établies sur l'étude des seuls Vertébrés. Elle montre que la mort n'est ni nécessaire ni générale dans le règne animal, et qu'il est possible de prolonger indéfiniment la vie de certains animaux, autres que les organismes unicellulaires. Si cette théorie n'entraîne pas d'applications directes pour l'Homme, et s'il ne faut pas espérer y trouver le panacée universel qui préservera l'humanité de la vieillesse et de la mort, on ne peut lui dénier son extrême fécondité et son grand intérêt philosophique.

RÉSUMÉ

1) Quatre espèces de Planaires triclades paludicoles se reproduisent par division, en Europe. Ce sont : *Polycelis cornuta*, *Planaria alpina*, *Pl. vitta* et *Pl. subtentaculata*. La distribution géographique de ces espèces est étudiée dans le Chap. I.

2) Les Planaires triclades paludicoles qui se reproduisent par division sont assez nombreuses. J'en donne la liste, p. 370.

3) La scission est un phénomène très rapide ; elle résulte de l'arrachement qui se produit entre la partie antérieure et la partie postérieure réagissant indépendamment.

La division normale est très différente des lacérations pathologiques qui affectent les Planaires soumises à de mauvaises conditions, ou malades ou âgées.

4) Le plan de scission n'est pas strictement déterminé ; il peut passer, soit en arrière, soit au milieu, soit en avant de la cavité pharyngienne. La scission prépharyngienne doit être considérée comme une conséquence de l'accélération du rythme de la division.

5) La scission est un phénomène spontané, rythmique et périodique ; l'intervalle d'une fission à la suivante varie dans de très larges limites.

6) La scission est le résultat d'un simple arrachement mécanique ; elle n'est pas due à la formation de zoïdes successifs, comme le prétend CHILD.

La scission des Planaires n'est pas un phénomène de reproduction absolument fixé et rigoureusement établi ; mais ce n'est pas non plus une simple autotomie ; c'est un phénomène intermédiaire.

7) La température accélère le rythme de la scission, mais de façon beaucoup plus intense que la croissance ; scission et croissance sont des phénomènes de nature très différente.

8) La division reconnaît pour causes un manque de corréla-

tions entre les différentes parties de l'individu. La décapitation, en supprimant le système de commande de l'animal, accélère la scission. Mais la décapitation n'a d'action que sur les individus qui sont déjà capables de se diviser spontanément dans les conditions normales.

9) Il est impossible d'attribuer la scission des Planaires à l'action des facteurs externes. La scission est probablement apparue par mutation dans une série d'espèces appartenant toutes (sauf *Polycelis cornuta*) au genre *Planaria*.

10) La scission des Planaires est un phénomène très spécial qui n'a guère d'analogues dans le règne animal ; le seul processus dont on puisse la rapprocher est la lacération pédale de certaines Actinies.

11) Beaucoup d'éléments sont capables, chez les Planaires, de se différencier, de revenir à l'état embryonnaire, et d'évoluer ensuite dans une nouvelle direction. C'est ainsi que les cellules qui ont servi à former l'appareil copulateur peuvent redonner ultérieurement naissance à un pharynx.

12) La régénération des glandes génitales est possible chez les Planaires ; elle se produit à partir de « cellules souches » qui dérivent directement des blastomères et qui ont conservé leurs caractères et leurs potentialités embryonnaires. La régénération des gonades n'est pas un processus spécial, mais un cas limite du phénomène très général de régénération. La régénération des glandes génitales est cependant plus difficile que le développement de celles-ci dans le jeune animal sorti de l'œuf ; c'est ce qui explique que les Planaires scissipares sont généralement asexuées.

13) Les testicules tiennent sous leur dépendance l'évolution des organes copulateurs ; leur action est probablement de nature hormonique.

14) Le mode de reproduction, sexué ou asexué, est déterminé essentiellement par des facteurs héréditaires. Les conditions externes accélèrent ou retardent telle ou telle phase du cycle, mais n'ont pas le rôle déterminant qu'on leur a souvent attribué.

Les deux modes de reproduction s'excluent réciproquement ; la cause de cet antagonisme est encore mal connue. Tout ce que l'on peut dire, c'est que : a) La reproduction asexuée est liée à une structure indifférenciée ; la reproduction sexuée est cor-

relative d'un maximum de différenciation. *b)* L'état sexué ne fait pas disparaître, de façon définitive, le réflexe de scission, il ne fait que l'inhiber provisoirement. Ce réflexe persiste toujours à l'état latent, et on peut le mettre, à nouveau, en évidence par divers artifices.

15) Le déterminisme et le rôle de la fécondation sont encore inconnus.

16) La théorie qui voit dans la différenciation une cause de vieillissement, et dans la dédifférenciation une source de rajeunissement, rend fort bien compte des faits observés chez les Planaires.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1882. ANDRES (A.). — Intorno alla scissiparità delle attinie. — *Mittheil. Zool. Stat. Neapel.*, III.
1827. BAER (C. E. VON). — Beiträge zur Kenntnis der niederen Tiere. VI. Ueber Planarien. — *Nov. Act. Acad. Leop. Carol.*, XIII.
1864. BALSAMO-CRIVELLI. — *Notizie naturali e chemico-agronomiche sulla provincia di Pavia*. Pavia.
1901. BARDEEN (C. R.). — On the Physiology of *Planaria maculata*, with especial reference to the Phenomena of Regeneration. — *Americ. Journ. Physiol.*, V.
1902. — Embryonic and regenerative development in Planarians. — *Biol. Bull.*, III.
1909. BEAUCHAMP (P. DE). — *Plagiostoma lemani* (Du Plessis) et *Polycelis felina* (Dalyell) [*cornuta* (Johnson)] aux environs de Paris. — *Bull. Soc. Zool. France*, XXXIV.
1913. — Turbellariés, Trématodes et Gordiacés. — *Voyage de Ch. Alluaud et R. Jeannel en Afrique Orientale (1911-1912)*. Paris.
1918. — Notes faunistiques. Quelques formes rares ou intéressantes de la région parisienne. — *Bull. Soc. Zool. France*, XLIII.
1920. — Turbellariés et Hirudinées (Première-Série) — *Biospeologica*. — *Arch. Zool. Experiment.*, XL.
1918. BEHRE (E. H.). — An experimental study of acclimatation to temperature in *Planaria dorotocephala*. — *Biol. Bull.*, XXXV.
1892. BERGENDAL. — Studien über Turbellarien. I. Ueber die Vermehrung durch Quertheilung des *Bipalium kewense* Moseley. — *Kongl. Svenska Vetensk. Akad. Handl.* Stockholm, XXV.
1911. BERNINGER (J.). — Die Einwirkung des Hungers auf Planarien. — *Zool. Jahrb. Abt. Allgem. Zool. Physiol.*, XXXIII.
1897. BLANCHARD et RICHARD. — Sur la faune des lacs élevés des Hautes-Alpes. — *Mém. Soc. Zool. France*, X.
1909. BLARINGHEM (L.). — La parthénogenèse des plantes supérieures. — *Bull. Scientif. France et Belgique*, XLIII.
1898. BÖHMIG (L.). — Die Turbellarien Ost-Afrikas. — *Deutsch-Ost-Afrika*. Berlin, IV.
1902. — III. Bryozoen und Würmer. Turbellarien: Rhabdocœliden und Tricladiden. Hamburg
Ergebnisse der Hamburger Magalhaensischen Sammelreise 1892-93.
1909. — Turbellaria, Strudelwürmer. II. Tricladida. — *Die Süßwasserfauna Deutschlands*. Jena.
1893. BORELLI (A.). — Osservazioni sulla *Planaria alpina* (Dana) e Catalogo dei Dendrocœli d'acqua dolce trovati nell'Italia del Nord. — *Bollet. Mus. Zool. Anat. Compar. R. Università*. Torino, VIII, n° 137.

1895. BORELLI (A.). — Viaggio del dott. Alfredo Borelli nella Republica Argentina e nel Paraguay. XIII. Planaria d'acqua dolce. — *Boll. Mus. Zool. Anat. Comp. Univer.* TORINO, X, n° 202.
1897. — *Id.* — *Ibid.*, XII n° 288.
1905. — Sulla presenza della *Planaria alpina* e della *Polycelis cornuta* nei Pirenei. — *Bollet. Mus. Zool. Anat. Compar.* Torino, XX, n° 483.
1917. BORING (A. M.) et PEARL (R.). — Sex studies. IX. Interstitial cells in the reproductive organs of the chicken. — *Anat. Rec.*, XIII.
1912. BORNHAUSER. — Die Tierwelt der Quellen in der Umgebung Basels. — *Intern. Rev. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr.* Leipzig. Biol. Suppl. IV.
1917. BRACHET (A.). — *L'œuf et les facteurs de l'ontogénèse*. Paris.
1900. BRANDES. — Das Vorkommen von *Planaria alpina* nördlich vom Harz. — *Zeitsch. f. Naturwiss.* Halle, LXXIII.
1894. BRAUER (A.). — Ueber die Entwicklung von *Hydra*. — *Zeit. wiss. Zool.*, LII.
1851. BRAUN (ALEX.). — *Betrachtungen über die Erscheinung der Verjüngung in der Natur, insbesondere in der Lebens- und Bildungsgeschichte der Pflanze*. Leipzig.
1910. BRESSLAU. — Die Verbreitung der Alpenplanarien und ihr Vorkommen in den Vogesen. — *Mitt. philom. Ges. Elsass-Lothr.*, IV.
1907. BRINKMANN (A.). — Om *Planaria alpina*'s forekomst i Danmark. — *Vidensk. Meddel. naturh. For.* Kjobenhavn.
1908. BRUYANT. — Sur la présence de *Planaria alpina* en Auvergne. — *C. R. Ac. Sciences.* Paris, CXLVII.
- 1883, a. BÜLOW (G. VON). — Ueber Theilungs- und Regenerationsvorgänge bei Würmern (*Lumbriculus variegatus* Gr.). — *Archiv. Naturgesch.*, XLIX.
- 1883, b. — Die Keimschichten des wachsenden Schwanzendes von *Lumbriculus variegatus* nebst Beiträgen zur Anatomie und Histologie dieses Wurmes. — *Zeit. wiss. Zool.*, XXXIX.
1912. BURR (A.). — Zur Fortpflanzungsgeschichte der Süsswassertricliden. — *Zool. Jahrb. Abt. System.*, XXXV.
1915. CALKINS (G. N.). — Cycles and Rhythms and the Problem of « Immortality » in *Paramæcium*. — *Americ. Natural.*, XLIX.
1916. — General biology of the Protozoan life cycle. — *Americ. Natur.*, L.
1911. CARY (LEWIS R.). — A study of pedal laceration in Actinians. — *Biol. Bull.*, XX.
1911. CASTLE et PHILLIPS. — On germinal transplantation in Vertebrates. — *Carnegie Institution Washington. Public.* n° 144.
1913. — Further experiments on ovarium transplantation in guinea-pigs. — *Science*.
1913. CAULLERY (M.). — *Les problèmes de la sexualité*. Paris.
1919. CAULLERY (M.) et MESNIL (F.). — *Xenocœloma brumpti*, Copépode parasite de *Polycirrus arenivorus*. — *Bull. Biol. France et Belgique*, LIII.
1907. CERNY. — Versuche über Regeneration bei Süsswasser- und Nacktschnecken. — *Archiv. Entwicklungsmec.*, XXIII.
1920. CHAMPY — (CH.). — Notes de biologie cytologique. — Quelques résultats de la méthode de culture des tissus. VI. Le testicule. — *Archiv. Zool. Expér.*, LX.
1892. CHICHKOFF (G.). — Recherches sur les Dendrocœles d'eau douce (Triclades). — *Archiv. Biologie.* Gand, XII.

1903. CHICHKOFF (C.). — Sur une nouvelle espèce du genre *Phagocata* Leidy. — *Arch. Zool. Expér.* 4^e sér., T. I.
1906. CHILD (C. M.). — The relation between Regulation and Fission in *Planaria*. — *Biol. Bull.*, XI.
1907. — Studies on the Relation between Amitosis and Mitosis. — *Biol. Bull.*, XII et XIII.
- 1910, a. — Physiological isolation of parts and fission in *Planaria*. — *Arch. Entwicklungsmec.*, XXX.
- 1910, b. — Analysis of form regulation with the aid of anaesthetics. — *Biol. Bull.*, XVIII.
1911. — Studies on the dynamics of morphogenesis and inheritance in experimental reproduction. I. The axial gradient in *Planaria dorocephala* as a limiting factor in regulation. — *Journ. Exper. Zool.*, X.
1912. — The process of reproduction in organisms. — *Biol. Bull.*, XXIII.
- 1913, a. — Studies... V. The relation between resistance to depressing agents and rate of metabolism in *Planaria dorocephala* and its value as a method of investigation. — *Journ. Exp. Zool.*, XIV.
- 1913, b. — The asexual cycle of *Planaria velata* in relation to senescence and rejuvenescence. — *Biol. Bull.*, XXV.
- 1914, a. — Asexual breeding and prevention of senescence in *Planaria velata*. — *Ibid.*, XXVI.
- 1914, b. — Starvation, Rejuvenescence and Acclimatation in *Planaria dorocephala*. — *Archiv. Entwicklungsmec.* XXXVIII
1915. — *Senescence and Rejuvenescence.*, Chicago.
1891. COLLIN (A.). — Ueber *Planaria alpina* Dana. — *Sitz. Ber. Gesell. naturforsch. Freunde.* Berlin.
1921. COURRIER (R.). — Sur le déterminisme des caractères sexuels secondaires chez les Arthropodes. — *C. R. Ac. Sc. Paris* CLXXIII.
1921. CUÉNOT. — *La genèse des espèces animales*. Paris, 2^e éd.
1914. CUÉNOT (L.) et MERCIER (L.). — Sur quelques espèces reliques de la faune de Lorraine. La vie épigée de *Niphargus aquilex* Schiødte. — *Bull. Soc. Zool. France*, XXIX.
1920. CUNNINGTON (W. A.). — The fauna of the African Lakes : a Study in comparative Linnoology with special reference to Tanganyika. — *Trans. Zool. Soc. London*.
1902. CURTIS (W.-C.). — The Life History, the normal fission and the reproductive organs of *Planaria maculata*. — *Proceedings Boston Soc. Nat. Hist.*, XXX.
1814. DALYELL (J.-G.). — *Observations on some interesting phenomena in animal physiology exhibited by several species of Planaria*. Edinburgh.
1848. — *Rare and remarkable animals of Scotland, represented from living subjects*. London.
1762. DANA (J.-P.-M.). — De hirudinis nova specie, noxa, remediisque adhibendis (*H. alpina*). — *Mélanges de philosophie et de mathém. de la Soc. Roy. de Turin*, III.
1916. DEHORNE (L.). — Les Naïdimorphes et leur reproduction asexuée. — *Archiv. Zool. Expér.*, LVI.
1884. DELAGE (Yves). — Evolution de la Sacculine (*Sacculina carcini* Thoms), Crustacé endoparasite de l'ordre nouveau des Kentrogonides. — *Arch. Zool. Expér.*, 2^e sér., II.

1903. — *L'hérédité et les grands problèmes de la Biologie générale*. Paris, 2^e édit.
1830. DES MOULINS (CHARLES). — Notice sur la ponte de la *Planaria lactée* Müll., — *Ann. Soc. Lin. Bordeaux*, IV, n^o 21.
1775. DICQUEMARRE. — A second Essay on the natural history of the Sea-Anemones. — *Philosoph. Transac.*, LXV.
1914. DONCASTER (L.). — *The determination of sex* — Cambridge University Press.
1801. (an IX). — DRAPARNAUD. — *Tableau des Mollusques terrestres et fluviatiles de la France*. — Montpellier et-Paris.
1896. DRIESCH (H.). — Zur Analyse der Reparationsbedingungen bei *Tubularia*. — *Vierteljahr. Naturforsch. Gesell. Zurich*, XLI.
1828. DUGÈS. — Recherches sur l'organisation et les mœurs des Planariées. — *Ann. Sci. Nat.*, XV.
1830. — Aperçu de quelques observations nouvelles sur les Planaires et plusieurs genres voisins. — *Ibid.*, XXI.
1897. DUPLESSIS. — Turbellaires des cantons de Vaud et de Genève. — *Rev. Suisse Zool.*, V.
1896. DUYNÉ (J. VAN). — Ueber Heteromorphose bei Planarien. — *Pflüger's Arch. Physiol.*, LXIV.
1906. ENSLIN (E.). — Die Höhlenfauna des fränkischen Jura. — *Mitteil. Kgl. Natur. Kab., Stuttgart*. — Nürnberg., XXXVIII.
1907. — Die Verbreitung der Planarien im Gebiete der Wiesent. — *Mitth. Naturhist. Ges. Nürnberg*, I.
1904. FRÉDÉRICQ (L.). — La faune et la flore glaciaire du plateau de la Baraque Michel — *Bull. Acad. Royale Belgique*.
1905. — Présence de la *Planaria alpina* en Belgique. — *Ibid.*
1894. FUHRMANN (O.). — Die Turbellarien von der Umgebung von Basel. — *Rev. Suisse Zool.*, II.
- 1914, a. — Zwei neue Landplanarien aus der Schweiz. — *Rev. Suisse Zoolog.*, XXII.
- 1914, b. — Turbellariés d'eau douce de Colombie. — Voyage d'Exploration scientifique en Colombie par O. Fuhrmann et E. Mayor. — *Mém. Soc. Neuchâtel. Sc. Natur.*, V.
1916. FULINSKI. — Die Keimblätterbildung bei *Dendrocœlum lacteum*. — *Zool. Anz.*, XLVII.
1895. GARBINI (A.). — Appunti per una limnobotica italiana. II. Platodes, Vermes e Bryozoa del Veronese. — *Zool. Anz.*, XVIII.
1889. GEDDES (P.) et THOMSON (J. A.). — *The Evolution of Sex*. London.
1919. GHISALBERTI (R.). — La plurioocularita nella « *Planaria polychroa* ». — *Rivista di Biologia*, I.
1879. GIARD (A.). — *Planaria viganensis*. — *Bull. Scientif.*, XI (et *Œuvres diverses*, t. II, p. 176).
- 1887, a. — La castration parasitaire et son influence sur les caractères extérieurs du sexe mâle chez les Crustacés décapodes. — *Bull. Scientif.*, XVIII.
- 1887, b. — L'autotonie dans la série animale. — *Rev. Scientif.*, 3^e sér., XIII.
1905. — L'Evolution dans les Sciences biologiques. — *Rev. Scientifique*, 5^e sér., IV.
1911. GLEY (E.). — Le néo-vitalisme et la physiologie générale. — *Revue Scientifique*, XLIX.
1883. GOETTE (A.). — *Ueber den Ursprung des Todes*. Hamburg.

1907. — Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsindividuen der Hydropolypen. — *Zeit. Wiss. Zool.*, LXXXVII.
1916. GOODALE (H. D.). — Gonadectomy in relation to the secondary sexual characters of some domestic birds. — *Carnegie Instit. Washington. Public n° 243*.
1917. GOULD (H. N.). — Studies on sex in the hermaphrodite mollusc *Crepidula plana*. — *Journ. Exper. Zool.*, XXIII.
1882. GRAFF (L. VON) — *Monographie der Turbellarien. I. Rhabdocoelida*. Leipzig.
1899. — *Id.* II. *Tricladida terricola (Landplanarien)*.
1915. GRAVIER. — Sur un phénomène de multiplication par scissiparité longitudinale chez un Madréporaire (*Schizocyathus fissilis*). — *C. R. Ac. Sc. Paris*, CLX.
1887. HALLEZ (P.). — Embryogénie des Dendrocœles d'eau douce. — *Mém. Soc. Sc. Lille*, 4^e sér., XVI.
1892. — Classification des Triclades. — *Bull. Soc. Zool. France*, XVII.
- 1890-93. — Catalogue des Turbellariés (Rhabdocœlides, Triclades et Polyclades) du Nord de la France, et de la Côte Boulonnaise récoltés jusqu'à ce jour. — *Rev. Biol. Nord France*, II-V.
1911. HANKO. — Beiträge zur Planarienfauna Ungarns. — *Zool. Anz.*, XXXVII.
- 1913-1919. HARGITT (G. T.). — Germ cells of Cœlenterates. I, II, III, IV, V, VI. — *Journ. Morph.*, XXIV, XXVII, XXVIII, XXXI, XXXIII.
1912. — HARMS (W.). — Ueberpflanzung von Ovarien in eine fremde Art. I. Versuche an Lumbriciden. — *Archiv. Entwicklungsmec.*, XXXIV.
1917. HARTMANN (M.). — Untersuchungen über die Morphologie und Physiologie des Formwechsels. II. — *Sitzb. Kgl. preuss. Akad. Wiss.*, LI.
1914. HEGNER (R. W.). — *The germ-cell cycle in animals*. New-York.
1914. HERTWIG (R.). — Ueber Parthenogenese der Infusorien und die Depressionzustände der Protozoen. — *Biol. Centralbl.*, XXXIV.
1897. HESSE (R.). — Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Thieren. II. Die Augen der Plathelminthen, insonderheit der tricladen Turbellarien. — *Zeit. wiss. Zool.*, LXII.
1914. HICKERNELL (L. M.). — A preliminary account of some cytological changes accompanying dessiccation. — *Biol. Bull.*, XXVII.
1917. — A study of dessiccation in the Rotifer, *Philodina roseola*, with special reference to cytological changes accompanying dessiccation. — *Ibid.*, XXXII.
1908. HOFSTEN (N. VON). — *Planaria alpina* im nordschwedischen Hochgebirge. — *Arkiv för Zoologi*, IV, n° 7.
1917. — Turbellarien der nordschwedischen Hochgebirge. — *Naturwiss. Unters. Sarekgebirge in Schwed. Lappland*, IV, Zool.
1920. — *Planaria alpina* som glazialrelikt på Bornholm jämte några ord om landfaunans invandring till Bornholm. — *Vidensk. Meddel. fra Dansk naturhist. For.* Kjobenhavn, LXXI.
1920. HYMAN (L.-H.). — Physiological Studies on *Planaria*. IV. A Further Study of Oxygen Consumption during Starvation. — *Americ. Journ. Physiol.*, LIII.
1884. IJIMA (I.). — Untersuchungen über den Bau und die Entwicklungsgeschichte der Süßwasser-Dendrocœlen (Tricladen). — *Zeit. wiss. Zool.*, XI.
1887. — Ueber einige Tricladen Europas. — *Journ. Coll. Sc. Imp. Univ. Japan*. Tokyo, I.

1916. IJIMA et KABURAKI. — Preliminary descriptions of some Japanese Triclad. — *Annot. Zool. Japon.*, IX.
1920. JAHN (E.). — Lebensdauer und Alterserscheinungen eines Plasmodiums (Myxomycetenstudien, X). — *Ber. d. deutsch. Bot. ges.*, XXXVII.
1897. JAMESON (H.-L.). — Excursion to Ferns. — *The Irish Naturalist*, VII, p. 279.
1912. JANDA (V.). — Die Regeneration der Geschlechtsorgane bei *Criodrilus lacuum* Hoff. — *Archiv. Entwicklungsmec.*, XXXIII et XXXIV.
1918. — O regeneraci pohlavnich organu Oligochaetu. — *Vestnik Kralovske ceske spolecnosti nauk.* Prag.
1916. JENNINGS. — Heredity, variation and the results of selection in the uniparental reproduction of *Diffugia corona*. — *Genetics.*, I.
1822. — JOHNSON (J.-R.). — Observations on the genus *Planaria*. — *Philos. Trans. Roy. Soc. London*, Part. II.
1825. — Further observations on *Planaria*. — *Ibid.*, Part. II.
1865. JOHNSTON (G.-A.). — *Catalogue of the British non-parasitical worms in the collection of the British Museum.* London.
1912. KAMMERER (P.). — Ursprung der Geschlechtsunterschiede. — *Fortschrit. naturwiss. Forsch.* Berlin und Wien, V.
1894. KELLER (J.). — Die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Süsswasserturbellarien. — *Jen. Zeit. Naturwiss.*, XXVIII.
1883. KENNEL (J.). — Biologische und faunistische Notizen aus Trinidad. — *Arb. Zool. Institut. Würzburg.* Wiesbaden, VI.
1889. — Untersuchungen an neuen Turbellarien. — *Zool. Jahrb. Abt. Anat. u. Ontog.*, III.
1919. KOLLMANN (M.). — Influence de l'extrait de thyroïde sur certains caractères sexuels secondaires des Tritons. — *C. R. Soc. Biol. Paris*, LXXXII.
1919. KORNHAUSER (S.-I.). — The sexual characteristics of the Membracid, *Thelia bimaculata*. — I. External changes induced by *Aphelopus thelie* Gahan. — *Journ. Morphol.*, XXXII.
1912. KOROTNEFF (A.-A.). — Die Planarien des Baikal-Sees (Tricladen). — *Wiss. Ergebn. Zool. Exped. Baikal-See.* Kiew et Berlin, V.
1906. KORSCHOLT (E.). — Versuche an Lumbriciden und deren Lebensdauer im Vergleich mit andern wirbellosen Tieren. — *Verhandl. Deutsch. Zool. Gesell.*, XVI.
1907. — *Regeneration und Transplantation.* Jena.
1914. — Ueber das Verhalten verschiedener wirbelloser Tiere gegen niedere Temperaturen. — *Zool. Anz.*, XLV.
1910. KORSCHOLT et HEIDER. — *Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosten Thiere.* IV. *Ungeschlechtliche Fortpflanzung und Regeneration.* Jena.
1906. LAIDLAW (F.-F.). — Zoological Results of the third Tanganyika Expedition, conducted by Dr. Cunningham, 1904-1905. — *Proc. Zool. Soc. London.*
1904. LAMPERT (K.). — Verbreitung der dendrocölen Strudelwürmer in Süddeutschland. — *Jahreshefte Ver. Naturk. Württemberg.* Stuttgart, LX.
1912. LANG (PAUL). — Ueber Regeneration bei Planarien. — *Archiv. mikros. Anat.*, LXXIX.
1876. LATZEL (R.). — Beiträge zur Fauna Kärntens. — *Jahrb. naturwiss. Landesmuseum. Kärnten.* Klagenfurth, XII.
1904. LAUTERBORN (R.). — Beiträge zur Fauna und Flora des Oberrheins und seiner Umgebung. — *Mittheil. d. Pollichia.* Ludwigshafen.

1921. LA VAULX (R. DE). — L'intersexualité chez un Crustacé Cladocère (*Daphnia atkinsoni*). — *Bull. Biol. France et Belgique*, LV.
1891. LEHNERT. — Beobachtungen an Landplanarien. — *Archiv. Naturg.*, LVII.
1881. LEYDIG (Fr.). — Ueber Verbreitung der Thiere im Rhöngengebirge und Mainthal mit Hinblick auf Eifel und Rheintal. — *Verhandl. naturh. Ver. preuss. Rheint. Westfal.*, XXXVIII.
1897. LILLIE et KNOWLTON. — On the Effects of temperature on the development of Animals. — *Zool. Bull.*, I.
1924. LIESCHUTZ (A.). — L'action spécifique de la sécrétion interne des glandes sexuelles et l'hypothèse de l'asexualité de la forme embryonnaire. — *Rev. scientif.*, LIX.
1914. LLOYD (D.-J.). — The influence of osmotic pressure upon the regeneration of *Gunda ulvae*. — *Proc. Roy. Soc. London*, Sér. B., LXXXVIII.
1918. LÖBETTI-BODONI (LUISA). — Sulla *Planaria subtentaculata* Drap. e sulla sua divisione spontanea. — *Boll. Mus. Zool. Anat. Comp. Univers. Torino*, XXXIII, n° 728.
1918. — Influenza della stagione, della temperatura, della nutrizione sulla moltiplicazione per scissione spontanea della *Planaria subtentaculata* Drap. — *Ibid.*, n° 729.
1908. LOEB (J.). — Ueber den Temperatur-Koefficienten für die Lebensdauer Kaltblüthiger Tiere und über die Ursache des natürlichen Todes. — *Archiv. f. ges. Physiol.*, CXXIV.
1902. LOISEL (G.). — Sur le lieu d'origine, la nature et le rôle de la sécrétion interne du testicule. — *C. R. Soc. Biol. Paris*, LIV et *C. R. Assoc. Anat. Liège*, V.
1908. LUTHER. — Ueber das Vorkommen von *Planaria alpina* Dana in Lappland. — *Meddel. Soc. pro Fauna et Flora fennica*, Helsingfors, XXXIV.
1901. MALAQUIN (A.). — Le parasitisme évolutif des Monstrillides. — *Archiv. Zool. Exper.*, 3^e Sér., IX.
1920. — Reproduction sexuée et reproduction asexuée. — *C. R. Ac. Sciences*, Paris, CLXXI.
1904. MATTIENEN (E.). — Ein Beitrag zur Embryologie der Süsswasserendrocœlen. — *Zeit. wiss. Zool.*, LXXVII.
1900. MAUPAS (E.). — Modes et formes de reproduction des Nématodes. — *Arch. Zool. Exper.*, 3^e Sér., t. VIII.
1919. — Expériences sur la reproduction asexuelle des Oligochètes (Œuvre posthume.). — *Bull. Biol. France et Belgiq.*, LIII.
1911. MEISENHEIMER (J.). — Ueber die Wirkung von Hoden- und Ovarialsubstanz auf die sekundären Geschlechtsmerkmale des Frosches. — *Zool. Anz.*, XXXVIII.
1911. MEIXNER et MUTH. — Report on a Collection of aquatic animals made in Tibet by Capt. F. H. Stewart, during the year 1907. III. Turbellaria. — *Rec. Ind. Museum.*, VI.
1909. MERCIER. — Sur la présence de *Planaria alpina* aux environs de Nancy. — *Arch. Zool. Exp.*, 5^e Sér., I.
1912. — A propos de la note de M. Virieux. — *Feuille Jeunes Natur.*, 5^e Sér., XLII, n° 493.
1920. — Contribution à l'étude de la faune du département du Calvados (Turbellariés). — *Bull. Soc. Linnéenne Normandie*, Caen, 7^e Sér., t. III.
1883. METCHNIKOFF (E.). — Die Embryologie von *Planaria polychroa*. — *Zeit. Wiss. Zool.*, XXXVIII.

1902. — *Etudes sur la nature humaine*. Paris.
1901. MICHAEL (A. D.). — British Tyroglyphidae — *Ray Society*. London, I.
1907. MICOLETZKY. — Zur Kenntniss des Nerven und Excretionssystems einiger Süßwassertricliden nebst anderen Beiträgen zur Anatomie von *Planaria alpina*. — *Zeit. wiss. Zool.*, LXXXVII.
1911. — Zur Kenntniss des Faistenauer Hintersees bei Salzburg. mit besonderer Berücksichtigung faunistischer und fischereilicher Verhältnisse. — *Intern. Rev. ges. Hydrobiol. Hydrogr.*, III.
1919. MIGOT (A.). — Du mode de reproduction par laceration chez un Bunodidé, *Bunodes verrucosus* Pennant. — *Bull. Soc. Zool. France*. XLIV.
1908. MINOT (C. S.). — *The problem of age, growth and death*. New-York.
1888. MONIEZ (R.). — Faune des eaux souterraines du département du Nord et en particulier de la ville de Lille. — *Rev. biol. Nord. France*. Lille, I.
- 1912, a. MONTI (A.). — La rigenerazione degli ovari nelle planarie. — *Archiv. zool. Ital.* Napoli, VI.
- 1912, b. — Sopra un caso di ovari diffusi in un triclade, dovuto probabilmente al parassitismo di uno sporozoo. — *Ibid.*
1900. MONTI (R.). — L'hétéromorphose chez les dendrocœles d'eau douce et en particulier de la « *Planaria alpina* ». — *Archiv. italien. biolog.* Turin, XXXIII.
1904. — Limnologische Untersuchungen über einige italienische Alpenseen. — *Forschungsberichte biolog. Stat. zu Plön*. Stuttgart, XI.
1906. — Recherches sur quelques lacs du Massif du Ruitor. — *Ann. Biol. Lacust.* Bruxelles, I.
- 1900, a. MORGAN (T. H.). — Regeneration in *Bipatium*. — *Archiv. Entwicklungsmec.* IX.
- 1900, b. — Regeneration in Planarians. — *Ibid.*, X.
- 1901, a. — Growth and Regeneration in *Planaria lugubris*. — *Ibid.*, XIII.
- 1901, b. — Regeneration. — *Columbia University Biological Series*. New-York, VII.
1904. MORGENSTERN (P.). — Untersuchungen über die Entwicklung von *Cordylophora lacustris* Allman. — *Zeit. wiss. Zool.*, LXX.
1903. MRAZEK (AL.). — Ueber eine neue polypharyngeale Planarienart aus Montenegro (*Pl. montenegrina*, nov. sp.). — *Sitzb. Kgl. böhm. Gesel. Wiss. Math. Natur.* Prag, XXXIII.
1913. — Beiträge zur Naturgeschichte von *Lumbriculus*. — *Sitzb. Kön. böhm. Gesel. Wiss. Math. Natur.* Prag, n° 14.
1908. MÜLLER (C.). — Regenerationsversuche an *Lumbriculus variegatus* und *Tubifex rivulorum*. — *Arch. Entwicklungsmec.*, XXVI.
1907. MURRAY (J.). — Encystment of Tardigrada. — *Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, XLV.
1905. NEPPI (VAL.). — Über einige exotische Turbellarien. — *Zool. Jahrb. Abt. System.*, XXI.
1862. NOLL (F.-C.). — Ueber eine Landplanarie (*Planaria terrestris*). — *Der zool. Garten. Weinland*.
1844. OERSTED (A. S.). — *Entwurf einer systematischen Eintheilung und speciellen Beschreibung der Plattwürmer, auf mikroskopische Untersuchungen gegründet*. — Kopenhagen.
1918. PARIS. — Note sur quelques espèces de la faune du département de la Côte-d'Or. — *Bull. soc. zool. France*, XLIII.
1910. PEREZ (CH.). — Recherches histologiques sur la métamorphose des

- Muscides, *Calliphora erythrocephala* Mg. — *Arch. Zool. Exper.*, 5^e sér. IV.
1922. PRENANT (M.). — Recherches sur le parenchyme des Plathelminthes. Essai d'Histologie comparée. — *Arch. Morph. Exper. et Génér.*, V.
1911. RICHARDS (A.). — The method of cell division in the development of the female sex organs of *Moniezia*. — *Biol. Bull.*, XX.
1892. ROSSINSKY (D.). — Materialien zur Kenntniss der Fauna der Wirbellosen des Moskauflusses. — *Ber. ges. Freund. Naturw.* Moskau, XVII.
1860. SCHMIDT (O.). — Die dendrocælen Strudelwürmer aus den Umgebungen von Gratz. — *Zeit. wiss. Zool.*, X.
1885. — Metamorphose und Anatomie des männlichen *Aspidiotus nerii*. — *Archiv. Naturg.*, LI.
1890. SCHNEIDER (K.-C.). — Histologie von *Hydra fusca*. — *Archiv. mikros. Anat.*, XXXV.
1910. SCHUCKMANN (W. von). — Die Verbreitung unserer Gebirgsbach-Planarien. — *Mittel. Badischen Landesvereins Naturw.* Freiburg.
1902. SCHULTZ (E.). — Aus dem Gebiete der Regeneration. II. Ueber die Regeneration bei Turbellarien. — *Zeit. wiss. zool.*, LXXII.
1904. — Ueber Reduktionen. I. Ueber Hungerscheinungen bei *Planaria lactea*. — *Archiv. Entwicklungsmec.*, XVIII.
1905. — Ueber Verjüngung. — *Biol. Centralbl.*, XXV.
1907. — Ueber Reduktionen. III. Die Reduktion und Regeneration des abgeschnittenen Kiemenkorbes von *Clavellina lepadiformis*. — *Archiv. Entwicklungsmec.*, XXIV.
1849. SCHULTZE (M.). — Ueber die Fortpflanzung durch Theilung bei *Naïs proboscidea*. — *Archiv. Naturg.*, XV.
1836. SCHULZE (F.-F.). — De planarium vivendi ratione et structura penitiori nonnulla. — *Diss. inaug. zoologica.*, Berlin.
1888. SEKERA (E.). — Prspěvky ku známostem o Turbellariích sladkovodních. — *Střezsb. Kgl. böhm. Ges. Wiss. Prag.* (Analyse en allemand de M. BRAUN, in *Archiv. f. Naturgesch.*, LV).
1906. a. — Zur Teratologie der Planarien. — *Ibid.*, XXXIV.
1906. b. — Ueber die Verbreitung der Selbstbefruchtung bei den Rhabdocælidien. — *Zool. Anz.*, XXX.
1909. — Einige Beiträge zur Lebensweise von *Planaria vitta*. — *Zool. Anz.*, XXXIV.
1917. — O umelém vypestení pohlavních tvarů v rode *Microstomum* O. Schm. — *Zelátní otisk z Vestněkn král. české společnosti nauk na trída*, II.
- 1910-1913. SMITH (G.). — Studies in the experimental analysis of sex.
2. On the correlation between primary and secondary sexual characters. — *Quart. Journ. Micros. Science*, LIV.
 3. Further observations on parasitic castration. — *Ibid.*, LX.
 7. Sexual changes in the blood and liver of *Carcinus mænas*. — *Ibid.*, LVII.
 10. The effect of *Sacculina* on the storage of fat and glycogen and on the formation of pigment by its host. — *Ibid.*, LIV.
1911. SOLLAS (I.-B.-J.). — Note on parasitic castration in the earthworm, *Lumbricus herculeus*. — *Ann. Magaz. Nat. Hist. London*, 8^e sér., VII.
1906. STEINMANN (P.). — Geographisches und biologisches von Gebirgsplanarien. — *Arch. Hydrobiol. Planktonk.*, II.

1907. — Die Tierwelt der Gebirgsbäche. — *Ann. biol. lacust.* Bruxelles, II.
1908. STEINMANN (R.). — Untersuchungen über das Verhalten des Verdauungssystems bei der Regeneration der Tricladen. — *Arch. Entwicklungsmec.*, XXV.
- 1909-1910. — Organisatorische Resultanten Studien an Doppelplanarien. — *Ibid.*, XXVII et XXIX.
1911. — Revision der schweizerischen Tricladen. — *Rev. suisse Zool.*, XIX.
1916. — Autonomie, ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Teilung, Transplantation und Regeneration der Tricladida. — *Bronn's Klassen und Ordnungen des Tier-Reichs. Turbellaria.* Leipzig.
1901. STEVENS (N.-M.). — Notes on Regeneration in *Planaria lugubris*. *Archiv. Entwicklungsm.*, XIII.
1904. — On the germ cells and the Embryology of *Planaria simplicissima*. — *Proceed. Acad. Philadelphia*, LVI.
1907. — A histological Study of Regeneration in *Planaria simplicissima*, *Planaria maculata* and *Planaria morgani*. — *Archiv. Entwicklungsmec.*, XXIV.
1909. — Notes on Regeneration in *Planaria simplicissima* and *Planaria morgani*. — *Ibid.*, XXVII.
1904. STOPPENBRINK (F.). — Die Geschlechtsorgane der Süßwassertricladen im normalen und im Hungerzustande. — *Verhandl. naturh. Ver. preuss. Rheint. Westf.*, LXI.
1905. — Der Einfluss herabgesetzter Ernährung auf den histologischen Bau der Süßwassertricladen. — *Zeit. Wiss. Zool.*, LXXIX.
1909. STRINGER (C.-E.). — Notes on Nebraska Turbellaria with descriptions of two new species. — *Zool. Anz.*, XXXIV.
1918. — The free-living Flatworms (Turbellaria). — *Fresh-Water Biology II. B. Ward and G. C. Whipple.* New-York and London.
1907. SURFACE (F.-M.). — The early development of a Polyclad, *Planocera inquilina* Wh. — *Proc. Acad. nat. sc. Philadelphia*, LIX.
1908. TANNREUTHER (G.-W.). — The Development of Hydra — *Biol. Bull.*, XIV.
1902. THACHER (H.-F.) — The regeneration of the pharynx in *Planaria maculata*. — *Americ. Natural.*, XXXVI.
1908. THIÉBAUD. — Contribution à la biologie dulac de Saint-Blaise. — *Ann. Biol. lacustre.* Bruxelles, III.
1906. THIENEMANN. — Die Alpenplanarie am Ostseerand und die Eiszeit. — *Zool. Anz.* XXX et X. *Jahresber. geog. Gesell. zu Greifswald.*
1908. — Thüringer Tricladen, in die Bäche Jasmunds eingesetzt. — *Zool. Anz.*, XXXII.
1912. — Der Bergbach des Sauerlandes. Faunistisch-biologische Untersuchungen. — *Rev. d. gesamt. Hydrobiol. u. Hydrog.* Leipzig. — *Biol. Suppl.*, IV.
1912. TIRALA (L.-G.-T.) — Regeneration und transplantation bei *Criodrilus*. — *Archiv. f. Entwicklungsmec.*, XXXV.
1913. TIEDTMANN (W.). — Die Schalenbildung der Eicocons bei Turbellarien. — *Archiv Hydrobiol. Planktonkunde*, VIII.
- 1919, a. VANDEL (A.) — Contribution à la connaissance de la faune des eaux douces du Jura I. — *Bull. soc. zoologique France*, XLIV.
- 1919, b. — Sur le déterminisme des deux modes de reproduction d'une Planarie : *Polycelis cornuta* Johnson. — *C. R. Ac. Sc. Paris*, CLXVIII.

- 1919, c. — Sur le mode de vie de deux Planaires (*Polycelis cornuta* Johnson et *Planaria alpina* Dana) aux environs de Paris et sur la constitution de la faune des ruisseaux de la même région. — *Bull. Soc. Zool. France*, XLIV.
- 1920, a. — Le développement de l'appareil copulateur des Planaires est sous la dépendance des glandes génitales. — *C. R. Ac. Sc. Paris*, CLXX.
- 1920, b. — Sur la reproduction des Planaires et sur la signification de la fécondation chez ces animaux. — *Ibid.*, CLXXI.
- 1920, c. — Sur la faune des sources. — *Bull. Soc. Zool. France*, XLV.
- 1921, a. — *Lankesteria planariæ*, Grégarine parasite des Planaires d'eau douce. — *C. R. Soc. Biol. Paris*, LXXXIV.
- 1921, b. — La régénération des glandes génitales chez les Planaires. — *C. R. Ac. Sc. Paris*, CLXXII.
- 1921, c. — La question de la spécificité cellulaire chez les Planaires. — *Ibid.*, CLXXIII.
- 1921, d. — Notes biologiques sur les Planaires des environs de Montpellier. — *Bull. Biol. France et Belgiq.*, LV.
1890. VEJDovsky. — Note sur une nouvelle planaire terrestre (*Microplana humicola*) suivie d'une liste des Dendrocœles observés jusqu'à présent en Bohême. — *Rev. Biol. Nord France*, II.
1895. — Zur vergleichenden Anatomie der Turbellarien. VII. Zur Kenntnis der Dendrocœlen Böhmens. — *Zeit. wiss. Zool.*, LX.
1897. VILLÈLE (A. DE) et BORDAGE (EDMOND). — Etudes sur les Cannes à Sucre obtenues par semis. — *Revue agricole. Saint-Denis de la Réunion*, XII.
1911. VIRIEUX. — Sur la présence de *Polycelis cornuta* Johns. dans le Jura français. — *Feuille des Jeunes Natural.* Paris, 5^e, sér., XLI, n° 492.
1912. — Sur les Planaires du Jura. — *Bull. soc. Hist. Nat. Doubs. Besançon*, XXV.
1891. VOIGT (W.). — *Planaria alpina* bei Bonn. — *Sitzb. Niederrh. Gesell. Natur. Heilk. Bonn.*
- 1892, a. — Die Fortpflanzung von *Planaria alpina* Dana. — *Zool. Anz.* XV.
- 1892, b. — Verbreitung von *Planaria alpina* und *Pl. gonocephala*. — *Sitzb. Niederrh. Gesell. Natur. Heilk. Bonn.*
- 1894, a. — Die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Turbellarien. — *Biol. Centralbl.*, XIV.
- 1894, b. — *Planaria gonocephala* als Eindringling in das Verbreitungsgebiet von *Planaria alpina* und *Polycelis cornuta*. — *Zool. Jahrb. Abt. System. Geog. u. Biol.*, VIII.
1896. — Die Einwanderung der Planariaden in unsere Gebirgsbäche. — *Verhandl. naturhist. Ver. preuss. Rheinl. Westf.*, LIII.
1899. — Künstlich hervorgerufene Neubildung von Körperteilen bei Strudelwürmern. — *Sitzb. Nieder. Gesell. Natur. Heilk. Bonn.*
1900. — Einfluss der Temperatur auf die Fortpflanzungsverhältnisse bei einem Strudelwurm, *Polycelis cornuta*. — *Ibid.*
- 1901, a. — Zwei interessante isolierte Fundstellen von *Polycelis cornuta*. — *Ibid.*
- 1901, b. — Die Ursachen des Aussterbens von *Planaria alpina* im Hunsrückgebirge und von *Polycelis cornuta* im Taunus. — *Verhandl. naturhist. Ver. preuss. Rheinl. Westfal*, LVIII.

1904. VOIGT (W.). — Ueber die Wanderungen der Strudelwürmer in unseren Gebirgsbächen. — *Verhandl. naturhist. Ver. preuss. Rheinl. Westf.*, LXI.
1905. — Die Ursachen des Aussterbens von *Planaria alpina* im Hundsrück und im Hohen Venn. — *Ibid.*, LXII.
1907. — Wann sind die Strudelwurmart *Planaria alpina*, *Polycelis cornuta* und *Planaria gonocephala* in die Quellbäche an den Vulkanen der Eifel eingewandert? — *Bericht über Versamml. Botan. Zool. Ver. Rheinl. Westf.*
1900. VOLZ (W.). — Die Verbreitung einiger Turbellarien in den Bächen der Umgebung von Aarberg. — *Mitt. Naturforsch. Gesell. Bern.*
1909. WAGER (R. E.). — The Oögenesis and early development of *Hydra*. — *Biol. Bull.*, XVIII.
1890. WAGNER (F. VON). — Zur Kenntnis der ungeschlechtlichen Fortpflanzung von *Microstoma*, nebst allgemeinen Bemerkungen über Theilung und Knospung im Thierreich. — *Zool. Jahrb. Abt. Anat. Ontog.*, IV.
1900. — Beiträge zur Kenntnis der Reparationsprozesse bei *Lumbriculus variegatus* Gr. I. — *Zool. Jahrb. Abt. Anat.*, XIII.
1905. — Id. II. — *Ibid.*, XXII.
1915. WALTON (L. B.). — Variability and Amphimixis. — *Americ. Natur.*, XLIX.
1907. WEBER (M.). — *Planaria cornuta* Johns. in Nederland. — *Tijdschr. Med. Dierk. Ver.*, 2^e sér., X.
1881. WEISMANN (A.). — Ueber die Dauer des Lebens. — 2^e allg. Sitz. 54 Versam. deutsch. Naturforsch. Ar. Salzburg.
1883. — *Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen*. Jena.
1910. WEISS. — Beiträge zur Kenntnis der australischen Turbellarien. I. Tricladen. — *Zeit. wiss. Zool.*, CXL.
1913. a. WHITEHOUSE. — Zoological Results of the Abor Expedition 1911-12. XXII. Freshwater Planaria. — *Records of the Indian Museum*, VIII.
1913. b. — A Report on the Biology of the Lake of Tiberias. — The Planarians of the Lake of Tiberias. — *Journ. Proceed. Asiatic. Soc. Bengal.*, IX.
1904. WILHELMI. — Beiträge zur Kenntnis der Verbreitung und Biologie der Süßwassertricladen. — *Zool. Anz.*, XXVII.
1909. — Tricladen. — *Fauna und Flora des Golfes von Neapel*. — Berlin XXXII.
1886. WITLACZIL (E.). — Zur Morphologie und Anatomie der Cocciden. — *Zeit. wiss. Zool.*, XLIII.
1921. WOODRUFF (L. L.). — The present status of the long-continued pedigree culture of *Paramecium aurelia* at Yale University. — *Proceed. Nat. Acad. Sciences. U. S. America*. Washington, VII.
1914. WOODRUFF (L. L.) et ERDMANN (R.). — A normal periodic reorganization process without cell fusion in *Paramecium*. — *Journ. Exp. Zool.*, XVII.
1896. WOODWORTH (W. M.). — Report on the Turbellaria collected by the Michigan State Fish Commission during the summers of 1893 and 1894. — *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard College*, XXIX.
1897. — Contributions to the Morphology of the Turbellaria. II. On some Turbellaria from Illinois. — *Ibid.*, XXXI.
1919. YOUNG (R. T.). — Association of somatic and germ-cells in Cestodes. — *Biol. Bull.*, XXXVI.
1886. ZACHARIAS (O.). — Ergebnisse einer zoologischen Exkursion in das Glatzer —, Iser- und Riesengebirge. — A. Über Fortpflanzung durch spon-

- tane Quertheilung bei Süßwasserplanarien. — *Zeit. wiss. Zool.*, XLIII.
1883. ZEPPELIN. — Ueber den Bau und die Theilungsvorgänge des *Ctenodrilus monostylos* nov. spec. — *Zeit. wiss. Zool.*, XXXIX.
1900. ZSCHOKKE (F.). — Die Tierwelt der Hochgebirgsseen. — *Denksch. Schweiz. naturf. Ges.*, XXXVII.
1902. — Die Tierwelt eines Bergbaches bei Säckingen im südlichen Schwarzwald. — *Mitteil. bad. zool. Ver.*, Karlsruhe.
1908. — Die Beziehungen der mitteleuropäischen Tierwelt zur Eiszeit. — *Verhandl. deutsch. zool. Gesell.*
1915. ZWEIBAUM. — La régénération des ovaires chez *Polycelis nigra*. — *Archiv. Entwicklungsmec.*, XLI.
-

OUVRAGES REÇUS

A. BRACHET. — **Traité d'Embryologie des Vertébrés**, Paris (Masson, éditeur), 1921, in-8 (602 p., 567 fig.) (Prix 60 fr.).

Le traité de M. Brachet comble de la façon la plus heureuse une lacune sérieuse de la littérature scientifique en langue française. Les contributions personnelles de l'auteur, tant dans les problèmes généraux de l'embryogénie que dans le domaine spécial du développement des Vertébrés, et ses qualités professorales bien connues garantissaient la valeur de ce Traité que l'événement confirme. Nous signalerons ici particulièrement son esprit positif. Le souci constant des idées les plus larges n'écarte jamais l'auteur de la considération minutieuse des faits; l'illustration en est d'ailleurs une preuve palpable. Aussi l'ouvrage de M. Brachet sera-t-il un guide également efficace pour l'étudiant, qui y trouvera une synthèse claire et y sentira la solidité de la construction résultant d'un demi-siècle de recherches faites sous l'inspiration transformiste et pour le chercheur qui voudra s'initier sur la réalité à l'étude des embryons. L'auteur a su condenser, dans un espace relativement restreint, une documentation considérable, en se limitant au domaine propre de l'embryologie, sans entrer dans des détails qui relèvent plutôt de l'histogénèse et de l'anatomie comparée. La formation des gamètes et la fécondation, la segmentation, la gastrulation, la différenciation des feuillets et la constitution des régions de l'embryon, l'évolution générale du mésoblaste et du mésenchyme constituent la première partie du livre. La seconde (embryogénie spéciale) est divisée en deux grands chapitres l'un consacré à la tête, l'autre au tronc et aux principaux systèmes d'organes qu'il renferme. On appréciera aussi, surtout en ce moment, l'exécution matérielle du livre.

Capita Zoologica. Verhandelingen op systematisch-zoologisch Gebiede.

La Haye (Marlinus Nijhoff, éditeur). Grand in-4.

Les *Capita Zoologica* constituent une nouvelle publication de mémoires zoologiques et surtout d'ordre systématique, sous la direction de M. le prof. Van Oort, directeur du Musée d'Histoire naturelle de Leyde. L'ampleur du format se prête bien à l'étendue du texte et aux dimensions des planches que comporte souvent ce genre de travaux.

Deux premiers fascicules ont paru :

1. J. G. DE MAN. *Nouvelles recherches sur les Nématodes libres terricoles de la Hollande* (62 p., 14 pl., Prix 10 florins). On y trouvera la description de 41 espèces, dont 14 nouvelles (6 genres nouveaux).

2. G. STIASNY. *Studien über Rhizostomeen* (179 p., 5 pl., prix 16 florins). C'est une étude d'ensemble de ce grand groupe de Méduses, comprenant une partie générale (p. 1-60), consacrée à l'anatomie comparée, à la biologie et à la répartition géographique, et une partie descriptive (p. 61-178) étudiant successivement sous les genres et espèces d'une façon descriptive et critique. L'auteur a disposé pour cela des riches matériaux du Musée de Leyde et de l'expédition du Siboga.

M. CAULLERY. — **Le parasitisme et la symbiose.** Paris (Encyclopédie scientifique, G. Doin, éditeur), 1921, 1 vol., 400 p., 53 fig., 14 fr. cart.).

L'auteur a passé en revue, dans ce livre, les principaux aspects du parasitisme, du point de vue de la Biologie générale. Du commensalisme le plus lâche à la symbiose la plus étroite, les faits s'enchaînent sans autre discontinuité que celle introduite par notre esprit pour les besoins d'ordre et de classement. C'est ce que ce livre essaie de montrer. Le parasitisme y est considéré aussi comme une des manifestations les plus tangibles de l'Évolution ; l'ampleur et la diversité des effets qu'il produit attestent la réalité et la complexité de celle-ci. Un certain nombre d'exemples particuliers permettent au lecteur de s'en rendre compte. Les migrations des parasites, les conditions particulières de leur reproduction, la spécificité parasitaire, les actions réciproques des parasites et de leurs hôtes sont l'objet de chapitres spéciaux ; les exemples, destinés à rendre cette étude toujours strictement concrète, sont choisis de préférence parmi les travaux récents. Dans les derniers chapitres consacrés à la symbiose, on trouvera également un résumé des recherches et discussions nombreuses et importantes qui ont eu lieu pendant ces dernières années et sont encore en cours.

MOLLIARD M. — **Nutrition de la plante.** I. Echanges d'eau et de substances minérales. II. Formation des substances ternaires. 2 vol. (Encyclopédie scientifique, G. Doin, éditeur), 395 et 438 p. (chaque volume, 14 francs cartonné).

Ces deux volumes commencent une série, dont l'ensemble couvrira la Physiologie végétale entendue dans son sens le plus large, et dont la partie essentielle est l'étude de la nutrition de la plante, c'est-à-dire de la synthèse par celle-ci, à partir des éléments minéraux du milieu extérieur, de ses constituants fondamentaux et de l'élimination des excréta.

Le premier volume porte sur les échanges d'eau et de substances minérales : il passe en revue d'abord les éléments minéraux que l'analyse révèle dans le végétal et dont la culture synthétique montre, par ailleurs, la nécessité. Il aborde ensuite le mécanisme par lequel ces substances arrivent jusqu'à la cellule et le phénomène fondamental de l'osmose. Puis il étudie les mouvements de l'eau, son absorption, son rejet par la transpiration et l'aspiration de la sève brute qui en est la conséquence. La troisième partie est consacrée à l'absorption des substances minérales et à l'étude générale de la nutrition minérale par le sol.

Avec le second volume, l'auteur arrive à l'examen des produits de synthèse élaborés par la plante, et en premier lieu des substances ternaires. Il passe en revue d'abord les hydrates de carbone c'est-à-dire les sucres simples ou complexes avec les corps qui s'y rattachent directement (amidon, dextrine, celluloses, etc.). Ici encore se pose le problème du mécanisme de leur formation ; la pièce essentielle en est la fonction chlorophyllienne dont l'étude s'étend sur une bonne partie du volume (p. 60-226). Vient ensuite une revue des principaux corps non azotés élaborés par la plante (résines, sucres, glucosides, tannins, acides organiques, corps gras, lipoides, cires, essences, résines, latex). Le volume se termine par l'étude des faits de nutrition indépendants de l'action chlorophyllienne : la nutrition carbonée organique des végétaux dépourvus de chlorophylle (bactéries et champignons) et la nutrition carbonée organique des plantes vertes.

Les volumes ultérieurs seront consacrés à l'utilisation des substances ter-

naïres par la plante, au cycle de l'azote, et aux échanges d'énergie chez les végétaux.

RABAUD (ETIENNE). — **Eléments de Biologie générale.** 1 vol. in-8, 444 p., Paris, 1920 (Alcan, Bibl. de Philos. contemp.). 21 fr.

L'auteur a voulu essentiellement coordonner, pour le public éclairé qui désire se mettre au courant de l'orientation actuelle des idées, médecins, philosophes, étudiants en sciences et en médecine, les documents de plus en plus nombreux relatifs aux problèmes généraux de la Biologie, en examinant leur valeur relative : il a voulu mettre en évidence les relations de continuité entre les divers phénomènes vitaux, leur unité. Il part de la constitution de la substance vivante et de ses propriétés, telles que les révèlent les recherches les plus récentes. Ces propriétés elles-mêmes lui apparaissent avant tout comme le résultat de la liaison de la substance vivante avec le milieu extérieur. De ce point de vue, il considère successivement la formation des organismes pluricellulaires et l'individu, l'accroissement et le fonctionnement de cet individu, ainsi que la sexualité, l'adaptation, la variation, l'hérédité, la notion d'espèce, l'activité normale des organismes, leur répartition, la persistance et la disparition des espèces, enfin l'évolution.

RABAUD (ETIENNE). — **L'Hérédité.** 1 vol. in-16, 490 p. Paris, 1921 (Coll. Arm. Colin). 3 francs.

Ce petit livre expose, sous une forme plus abrégée et avec les rappels nécessaires en vue d'un public étendu, l'ensemble du problème de l'Hérédité, que l'auteur avait déjà traité dans le *Supplément I* de ce *Bulletin (Recherches sur l'Hérédité et la Variation)*, comme conclusion de ses recherches personnelles. Nos lecteurs connaissent donc ses idées dominantes, qui diffèrent souvent beaucoup de celles qui sont le plus en faveur à l'heure présente. Cela assure l'originalité de ce livre, où s'affirme une doctrine et dont la lecture ne peut qu'éveiller la réflexion et l'esprit critique.

RICHET (CHARLES) et RICHET (CHARLES, fils). — **Traité de Physiologie médico-chirurgicale.** 2 vol. in-8 (1452 p.). Paris. Alcan. 75 fr.

La physiologie, née au contact immédiat de la médecine, dont elle est trop longtemps restée l'humble servante, suivant l'expression de Cl. Bernard, s'en est graduellement émancipée au cours du xix^e siècle et est devenue une science indépendante, cherchant à déterminer, sur des bases physico-chimiques, les lois générales de la vie, en dehors de toute préoccupation anthropocentrique. Le vrai domaine de la physiologie générale à l'heure présente est la cellule, unité véritable de la vie organique.

La physiologie est pourtant, aujourd'hui plus que jamais, la base solide et immédiate de toute médecine ; la connaissance approfondie des fonctions normales est la base de la pathologie. Mais la physiologie générale actuelle, malgré toute son importance et ses progrès, devient un peu trop lointaine de l'organisme humain pour les besoins de l'étudiant en médecine ou du médecin et du chirurgien. Il faut à ceux-ci, pour leurs besoins journaliers, une étude directe et spéciale des mécanismes du corps humain, une physiologie anthropocentrique. C'est ce que MM. Richet ont eu en vue de réaliser. Tout en étant inspiré par ces préoccupations, leur ouvrage pourra être utilisé par les biologistes, quand ils auront à expérimenter sur les animaux supérieurs.

PLANCHE IX

EXPLICATION DE LA PLANCHE IX

Toutes les microphotographies *in toto* représentent les embryons vus du côté *dorsal*, sauf les microphotographies 2, planche IX, et microphotographie 27, planche XII. Dans les microphotographies représentant les coupes longitudinales, l'extrémité *céphalique* de l'embryon est désignée par la lettre A.

1. Embryon de Poule, atteint de Cardiocéphalie. Stade jeune et très typique. 46 heures d'incubation. *Microsummar* de LEITZ 42 millimètres. Grossi 18 fois.

2. La région céphalique du même embryon vue du côté ventral. Objectif *aa* de ZEISS. Grossi 50 fois.

3. Coupe longitudinale de la tête et du cœur de l'embryon précédent, au niveau de l'inflexion des bourrelets nerveux vers la droite. Objectif B de ZEISS. Grossi 150 fois.

4. Coupe longitudinale médiane du même embryon. L'ectoderme extra-neural adhère très fortement à la plaque cérébrale renversée. Même grossissement.

5. Coupe longitudinale latérale du même embryon. On voit une portion de la « plaque cardiocéphalique » refoulée très loin en arrière. Dans la *fovea cardiaca* apparaît l'ébauche du cœur. Même grossissement.

6. Embryon de Poule atteint à la fois de Platyneurie et de Cardiocéphalie. 33 heures d'incubation. Grossi 18 fois.

7. La région antérieure de l'embryon précédent à un grossissement de 50 fois.

8. Coupe longitudinale médiane du même embryon, montrant la formation typique de la « plaque de cardiocéphalie ». Objectif B de ZEISS. Grossi 150 fois.

9. Coupe longitudinale médiane du même embryon. On voit l'infléchissement de la plaque nerveuse vers le bas, caractéristique pour la Platyneurie. L'ébauche cardiaque reste à sa place anormale vers l'avant. Même grossissement.



1



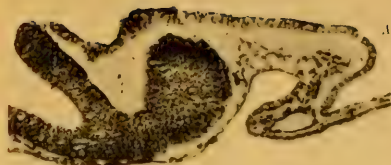
2



3



4



5



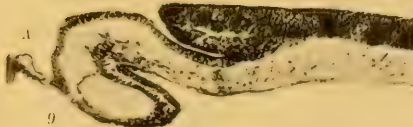
6



7



8



9

Auctor. phot

Cardiophallus.

Phototyp. Catala frères - Paris



EXPLICATION DE LA PLANCHE X

10. Vue *in toto* d'un Cardiocéphalien de 40 heures d'incubation. Région céphalo-cardiaque. Objectif *aa* de ZEISS. Grossi 50 fois.

11. Coupe longitudinale médiane de l'embryon précédent. Plaque « cardiocéphalique » bien typique. L'ectoderme extra-neural pénètre très profondément au-dessous du repli antérieur du cerveau. *Fovea cardiaca* transportée vers l'avant. Objectif B de ZEISS. Grossi 150 fois.

12. Même embryon. Coupe passée plus à gauche. L'ectoderme extra-neural forme *deux plis*, dont l'un (X) s'insinue entre la tête de l'embryon et l'endoderme du pharynx anormal, et l'autre (XX) se forme plus loin vers la périphérie, en se dirigeant vers l'extrémité antérieure de l'intestin céphalique. Même grossissement.

13. Même embryon. Coupe longitudinale latérale. Le pli ectodermique péri-céphalique (X) fortement raccourci. Par contre, le second pli (XX) contribuant à la formation de la *fovea cardiaca*, gagne sensiblement en profondeur. Même grossissement.

14. Région antérieure d'un Poulet cardiocéphale de 48 heures. Objectif *aa* de ZEISS. Grossi 50 fois.

15. Coupe longitudinale médiane de l'embryon précédent. Objectif B de ZEISS. Grossi 150 fois.



10



11



12



13



14



15

Phototypie Catala freres - Paris

PLANCHE XI

EXPLICATION DE LA PLANCHE XI

16. Région antérieure d'un embryon de Poule, incubé pendant 48 heures, à tête anormale : Cardiocéphalie masquée *in toto* par l'épaississement anormal des bourrelets cérébraux. Objectif *aa* de Zeiss. Grossi 50 fois.

17. Coupe longitudinale de l'embryon précédent. Objectif B de ZEISS. Grossi 150 fois.

18. Vue *in toto* d'un embryon de 47 heures, atteint de Platyneurie extrême et de Cardiocéphalie. Grossi 50 fois.

19. Tête d'un embryon de Poule de 24 heures. Forme légère mais accentuée de Cardiocéphalie. Grossi 50 fois.

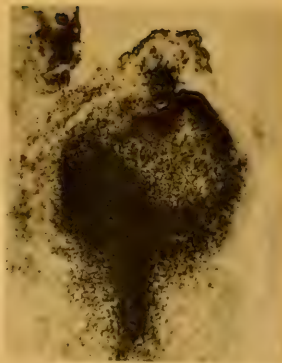
20. Coupe longitudinale médiane de l'embryon précédent. Grossi 50 fois.

21. Embryon de Poule de 48 heures. Platyneurie avec transposition de l'ébauche cardiaque en avant de la tête. Bandeau du « parablasse sous-germinal ». Grossi 50 fois.

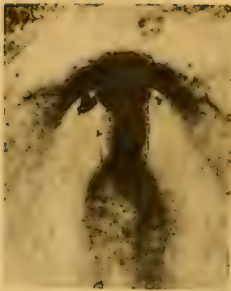
22. Coupe longitudinale médiane de l'embryon précédent. La disposition des ébauches d'un « faux Cardiocéphale ». Différenciation histologique du pharynx étalé. Grossi 150 fois.



16



18

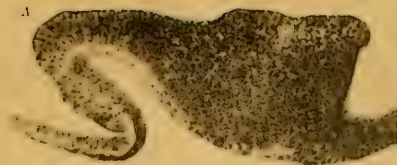


19

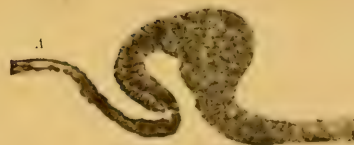


21

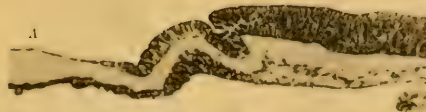
Amnios, 4 h.



17



20



22

Phototypé Catala freres - Paris

PLANCHE XII

EXPLICATION DE LA PLANCHE XII

23. Embryon de Poule. 30 heures d'incubation. Platyneurie extrême, accompagnée d'une translation anormale de l'ébauche pharyngienne vers l'avant. Vers l'arrière, parablaste sous-germinal. Objectif *aa* de Zeiss. Grossi 50 fois.

24. Coupe longitudinale médiane de l'embryon précédent. Différenciation de l'intestin céphalique largement étalé en surface. Objectif B de Zeiss. Grossi 150 fois.

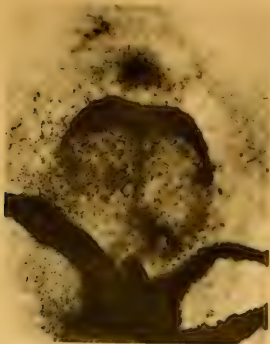
25. Embryon de Poule, atteint d'anomalies multiples. Platyneurie extrême, ébauche pharyngo-cardiaque transférée en avant de la tête. Dans la partie droite de l'aire transparente (X) le mésoderme est beaucoup mieux prononcé que dans la gauche. 47 h. 1/2. Grossi 50 fois.

26. Coupe longitudinale du même embryon. Grossi 150 fois.

27. Vue du côté ventral d'un embryon platyneurique de 50 heures d'incubation — au cœur anormalement déplacé vers l'avant. Objectif de Zeiss. Grossi 40 fois.

28. Coupe médiane longitudinale de l'embryon précédent. Absence de pli ectodermique contribuant à la formation de la *fovea cardiaca*. Objectif B de Zeiss. Grossi 150 fois.

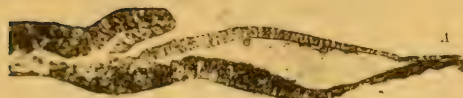
29. Coupe longitudinale d'un embryon platyneurique ordinaire, de même âge que le précédent, à ébauche cardiaque bien conformée. On voit que l'ectoderme sous-céphalique pénètre loin en arrière, en formant une *fovea cardiaca* à peu près normale. Objectif B de Zeiss. Grossi 75 fois.



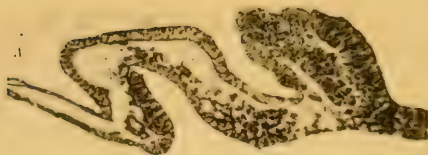
23



25

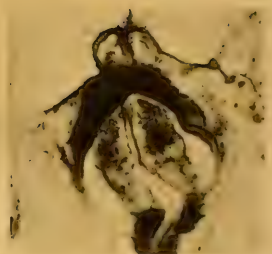


24



26

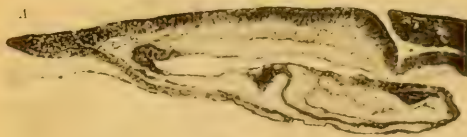
Anctor, phot.



27



28



29

Cardiocéphalie.

Phototypie Catala freres - Paris

MBL WHOI Library - Serials



5 WHSE 02263

